

FUNKTIONSMORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM FLUGAPPARAT VERSCHIEDENER GÄNSE- UND ENTENVÖGEL (ANATIDAE)

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

HEINZ RICHNER

von Gränichen AG

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981

aku-Fotodruck

FUNKTIONSMORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM FLUGAPPARAT VERSCHIEDENER GÄNSE- UND ENTENVÖGEL (ANATIDAE)

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

HEINZ RICHNER

von Gränichen AG

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981

aku-Fotodruck



Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	5
2. Material und Methoden	7
2.1. Material	
2.2. Methoden	
3. Ergebnisse	
3.1. Flugmuskulatur	11
3.1.1. Muskelbeschreibung	11
3.1.2. Quantitative Muskelwerte	44
3.2. Skelettproportionierung	
3.2.1. Schultergürtelskelett	45
3.2.2. Flügel skelett	46
3.3. Flügel dimensionierung	
3.3.1. Flügel fläche und Flächenbelastung	47
3.3.1.1. Intraspezifischer Vergleich	47
3.3.1.2. Interspezifischer Vergleich	48
3.3.2. Flügel proportionierung	49
3.4. Flügel bewegung	
3.4.1. Normalflug	51
3.4.2. Start	52
3.4.3. Interspezifischer Vergleich	52
3.4.3.1. Normalflug	
3.4.3.2. Start	
3.5. Flügelschlagfrequenzen	
3.5.1. Normalflug	53
3.5.2. Start	54
4. Diskussion	
4.1. Flugmuskulatur	55
4.1.1. Quantitative Merkmale	55

4.1.2. Mehrteilige Muskelzusammensetzung	56
4.1.3. Qualitative Merkmale	57
4.2. Skelettproportionierung	
4.2.1. Schultergürtelskelett	57
4.2.2. Flügelskelett	58
4.3. Flügeldimensionierung	
4.3.1. Flügelfläche und Flächenbelastung	59
4.3.2. Flügelproportionierung	60
4.4. Flügelbewegung	62
4.5. Flügelschlagfrequenzen	64
5. Zusammenfassung	67
6. Literatur	70
7. Tabellen	75
Abbildungen	86

1. Einleitung

Die Vorderextremität der Vögel wurde seit dem letzten Jahrhundert unter drei verschiedenen Gesichtspunkten näher untersucht:

Aus vorwiegend taxonomischem Interesse entstand eine Reihe anatomischer Studien. Sie beschränken sich aber oft auf den Brust-Schulterapparat und nehmen Unterarm und Hand aus. Wenige Arten wurden auf morphologisch-deskriptivem Niveau durch fast ebensoviele Autoren mit unterschiedlicher Methodik und Fragestellung angegangen. So erstaunt es wenig, dass ein in der vorliegenden Untersuchung bei allen Anatidae gefundener Muskel (*M. entepicondyloulnaris*; synonym *M. gallinaceus*) noch 1966 (George und Berger) als nur den Galliformes zukommend beschrieben und 1979 (Baumel), auf Grund eines Einzelfundes bei der Rostgans (*Tadorna ferruginea*) (Sy 1936), bei weiteren Anatiden nur vermutet wird.

Abseits dieses rein deskriptiv-morphologischen Ansatzes sind in diesem Jahrhundert die Nachfolger des Jkarus erwacht und haben aus vorwiegend fliegerei-technischem Interesse viel zum Verständnis der Kinematik und der Aerodynamik des Vogelflügels beigetragen.

Eine dritte Gruppe schliesslich hat versucht, durch Vergleich von Vogelarten verschiedener Ordnungen allgemeine Prinzipien des Zusammenhanges zwischen Flügelform und Lebensweise zu erarbeiten.

Ziel dieser Arbeit ist es, innerhalb einer gut abgegrenzten Vogelfamilie, den Gänse- und Entenvögeln (Anatidae), den Funktionskomplex "Vogelflugel" in Bezug auf Struktur und Funktion zu analysieren und in Zusammenhang mit der spezifischen Lebensweise der einzelnen Arten zu diskutieren. Zu diesem Zwecke wird die Morphologie des Flugapparates einerseits mit der im Zeitlupenfilm analysierten Flügelbewegung und andererseits mit arttypischen Lebensgewohnheiten verglichen.

Prof.Dr.V.Ziswiler* danke ich für die grosszügige Leitung der Arbeit. Prof.G.M.Dunnet und Dr.H.Milne ermöglichten mir für die Filmaufnahmen einen Aufenthalt an der feldbiologischen Station der Universität Aberdeen, an der artenreichen Nordostküste Schottlands. Frau Sabine Schroer stellte von Filmaufnahmen Zeichnungen der Flügelbewegung her. Dipl.nat.Dieter Palmer übersandte mir wertvolles Material aus Australien. Interessante Hinweise ergaben sich aus Diskussionen mit dipl. nat.Françoise Dubas, Universität Aberdeen. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

*Die vorliegende Arbeit ist Teil eines Forschungsprogrammes von Herrn Prof.Dr.V.Z i s w i l e r , das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Die anatomisch-morphologische Untersuchung erstreckt sich über 25 Arten aus 12 Gattungen, 8 Tribus und 3 Unterfamilien der Familie Anatidae (Tab. 1). An 12 Arten wird die Flügelkinematik untersucht und vergleichend dargestellt.

Die tabellarische Aufführung und die Beschreibung folgt im allgemeinen der Tribus-Einteilung nach Delacour (1954).

2.2. Methoden

Zu Beginn der Untersuchung wurden die toten Tiere gewogen und der Flügel nach Länge, Breite, Fläche und Handflügelänge (sog. Ornithologische Flügelänge) vermessen. Anschliessend wurde bis auf die Flugmuskulatur obduziert und in 4%-igem Neutralformol während 24 - 72 h fixiert. Zur weiteren Konservierung und zur Aufweichung wurde das Formol nach der Wässerung gegen 2%-iges Phenoxetol ausgewechselt.

Die anatomische Untersuchung wurde mit Hilfe eines Stereosektionsmikroskopes (Leitz) bei 6-facher natürlicher Grösse vorgenommen. Zur Abklärung der Funktion der einzelnen Muskeln wurden Arm- und Handschwingen bis auf die Federkiele weggeschnitten, der dadurch auftriebsarm gewordene Flügel unter Wasser getaucht und durch Zug der Sehne in ihrer natürlichen Verlaufsrichtung die Muskelwirkung auf das Skelett beobachtet. Die Vermessung der Muskelgrösse, -ausdehnung und der Faserlängen erfolgte mit einer Schublehre im Genauigkeitsbereich von 0,5 mm. Die Muskeln wurden schliesslich von Blutgefässen und Sehnen freipräpariert, bis zur gemessenen Gewichtskonstanz bei 110° C getrocknet und mit einer Analysenwaage (Mettler PC 180) gewogen. Das Flügel- und Schultergürtelskelett, qualitativ eingehend von Woolfenden (1961) bearbeitet, wurde vor allem hinsichtlich seiner, die Körper- und Flügelform beeinflussenden Proportionen vermessen.

Die linearen Masse der untersuchten Arten entziehen sich auf Grund der beträchtlichen interspezifischen Grössenunterschiede (*Anas crecca* 300 g, *Cygnus olor* 12 kg) einem direkten Vergleich. Die Gewichtslänge, die 3. Wurzel aus dem Körpergewicht ($\sqrt[3]{G}$), hat sich als geeignete Transformationsgrösse für Längenmasse gezeigt (Rensch 1948, Ziswiler 1967) und wurde deshalb in der vorliegenden Untersuchung als Transformationsmasse verwendet. Da viele Individuen entweder abgemagert oder verfettet waren, wurde zur Transformation ein mittlerer Gewichtswert aus der Literatur (Bauer und Glutz 1968, 1969, Frith 1967, Johnsgard 1978, Stanley und Cramp 1977) dem Individualgewicht vorgezogen.

Die Beschreibung aller Strukturen hält sich in der Wahl der anatomisch-morphologischen Termini an die Empfehlungen des International Comitee on Avian Anatomical Nomenclature (ICAAN) (Baumel 1979). Wenige zusätzliche Termini entstammen den Werken Fürbringers (1886, 1888, 1902) und Howards (1929). Zur Bezeichnung der Position und der Lagebeziehungen der Strukturen ist der Vogel in der anatomischen Standardposition (Baumel 1979) mit zur Horizontalen ausgestreckten Flügeln orientiert.

Im allgemeinen sind die Arten bei der vergleichenden Merkmalsbeschreibung und Übereinstimmendem Merkmalsverhalten unter ihrem Gattungsnamen aufgeführt. Wo sich verschiedene, auf dem Tribus-Niveau verwandte Gattungen ähnlich verhalten, sind sie mit dem Tribusnamen zusammengefasst. Wird von einer Gattung nicht mehr als eine Art behandelt, so ist diese ebenfalls mit dem Gattungsnamen dargestellt.

Flügelbewegung und Schlagamplituden wurden im Feld mit einer 16mm- Filmkamera (Bolex) bei einer Bildgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec und zum Teil mit einer Video-Kamera (Sankyo) mit 50 Bildern/sec aufgezeichnet. Die Bilder wurden einzeln projiziert, auf Transparentpapier umgezeichnet und vermessen. Die Flügelschlagfrequenzen wurden mit derselben Videokamera und teilweise mit einer 8-mm Filmkamera (Bolex) bei elektromechanisch stabilisierten Filmgeschwindigkeiten bis zu 45 Bildern/sec aufgezeichnet und anschliessend durch Einzelbildzählung ausge-

wertet. Zur Kontrolle der Filmgeschwindigkeit wurde periodisch ein Chronometer (Seiko) gefilmt und danach die Bilderzahl/sec überprüft. Alle Kameras waren mit 6 - 8fach vergrößernden Teleobjektiven ausgerüstet.

3. Ergebnisse

3.1. Flugmuskulatur

3.1.1. Muskelbeschreibung

Jeder Muskel ist nach Lage, Ursprung, Faserverlauf, Muskelkonstruktion und Insertion beschrieben. Die Funktion jedes Muskels ist, soweit aus dessen Name nicht oder ungenau hervorgehend, ebenfalls aufgeführt. Illustrierende Lagedarstellungen sind durch die Abbildungen 4-13 gegeben.

M.rhomboideus superficialis Abb.1

Der Muskel liegt auf der dorsalen Thoraxseite, zwischen den Schichten des M.latissimus dorsi und des M.rhomboideus profundus. Er führt von den Processi spinosi von 5 - 9 Wirbeln und den Lig.interspinalia her caudal an die dorso-mediale Scapula-kante und cranial an die Omalis claviculae. Der cranialseitige Ursprung variiert genustypisch: Er erstreckt sich bei Anseranas, Dendrocygna, Tachyeres, Anas, Aythya, Somateria, Melanitta, Bucephala und Mergus bis zum 1.präthoracalen Wirbel. Bei Tadorna und Nettapus breitet sich der Ansatz auf zwei und bei den Gattungen der Anserini gar auf drei cervicale Wirbel aus. Der caudalseitige Ursprung variiert interspezifisch um maximal 1 - 2 Wirbel.

Die Ausbildung des cranialen Muskelteiles und dessen Verhalten gegenüber der Clavicula kann im Zusammenhang mit der Verschiebung der Omalis claviculae in Relation zum cervicodorsalen Wirbel betrachtet werden. Ein Vergleich ergibt die folgenden Gruppierungen (Abb. 1):

A

Anseranas, Dendrocygna: Die Omalis claviculae liegt in der Körperlängsachse mit dem cervicodorsalen Wirbel auf gleicher Höhe. Die an der Clavicula inserierenden Fasern bilden im Ursprung eine Aponeurose. Dies führt zu konstanten Faserlängen über den ganzen Muskel.

B 1.

Anserini, Tadorna, Nettapus: Die Omalis claviculae ist gegenüber dem cervicodorsalen Wirbel stark cranialwärts verlagert. Der Muskel ist der Verschiebung gefolgt und bildet einen deutlich separierenden vorderen Abschnitt aus zur

Insertion über die ganze Länge der Omalis claviculae. Dessen Faserlänge ist gegenüber derjenigen des caudalen Muskelteiles unverändert.

B 2.1.

Anas, Aythya, Mergus: Die Omalis claviculae ist cranialwärts verschoben. Der Muskel ist der Verlagerung nicht gefolgt und inseriert folglich nur am Processus acromialis clavicularis. Die Faserlänge bleibt unverändert.

B 2.2.

Somateria, Melanitta, Bucephala: Die Omalis claviculae ist cranialwärts verschoben, der Muskel der Bewegung nicht gefolgt. Der cranial separierende Muskelteil bildet sehr lange Fasern aus zur Insertion auf der gesamten Länge der Omalis claviculae.

In der Konstruktion zeigt der M.rhomboideus superficialis craniolateral ausgerichtete Fasern. Er ist ungefedert. Scapula und Clavicula werden durch die Muskelkontraktion in mediocaudaler Richtung zur Wirbelsäule hin bewegt.

M.rhomboideus profundus

Er liegt unter dem M.rhomboideus superficialis. Im Gegensatz zu diesem verlaufen aber seine Fasern in caudo-lateraler Richtung von der Wirbelsäule zur Scapula, bewegen die Scapula also in medio-cranialer Richtung. Die gleichzeitige Kontraktion beider Mm.rhomboideus verschiebt somit die Scapula parallel zur Wirbelsäule hin ohne caudal oder cranial gerichtete Komponente.

Im Ursprung ist der Muskel aponeurotisch mit den Lig. interspinalia und den Processi spinosi verbunden. Dorsal tritt er zudem mit dem Ursprung des M.rhomboideus superficialis und ventral mit der Wirbelmuskulatur in Beziehung. Die Aponeurose breitet sich über vier (*Dendrocygna arcuata*, *Nettapus*) bis sechs (*Tadorna ferruginea*, *Tachyeres*) Wirbel aus. Cranialseits erreicht der Ursprung meistens den cervicodorsalen Wirbel. Bei *Tachyeres* und *Tadorna ferruginea* breitet er sich sogar mittels langer Sehnen über den ersten und zweiten präthoracalen Cervicalwirbel aus. Caudalseits gestaltet sich der Ursprung weit variabler und verschiebt sich parallel zum Scapulaende.

Die Insertion erfolgt am caudalen Muskelende in der ventralen Hälfte der Facies medialis der Scapula. Am cranialen Ende erstreckt sich die Insertion bis zum Beginn des Collum scapulae.

Mm. serrati

Die Mm. serrati finden sich bei den Anatidae als zwei voneinander deutlich separierte Muskeln vor:

M.serratus superficialis: Er besteht aus den drei, voneinander unabhängigen partes cranialis, caudalis und metapatagialis.

M.serratus profundus

In den Lagebeziehungen zum Skelett und dem Verhalten des Ursprunges sind für die pars cranialis und den M.serratus profundus regelmässige Beziehungen zur cervicodorsalen Rippe erkennbar. Zudem zeigt ein Individuum aller untersuchten Eiderenten eine Vorverschiebung der pars caudalis um zwei Rippen und eine von elf untersuchten Reiherenten eine Ursprungsverlagerung um eine Rippe in caudaler Richtung.

Das insertive Ende der pars caudalis bindet sich in der Lage an das Scapulaende, dasjenige der pars cranialis vorwiegend an das Collum scapulae. Die übrigen partes weisen keine Beziehung der Muskelinsertion zu Verlagerungen der Scapula auf.

a) Pars cranialis

Die pars cranialis verbindet die vertebralen Abschnitte der cervicodorsalen und der ersten thoracalen Rippe mit der Scapula. Von beiden Rippen und den intercostalen Fascien geht ein medial fleischiges und lateral aponeurotisches Band aus. Beide verbinden sich kurz nach dem Ursprung und verlaufen, der cervicodorsalen Rippe aufliegend, dorsalwärts. Der Muskel führt durch eine medial beginnende Aponeurose zwischen die beiden Köpfe des M.subscapularis ein und inseriert am Margo ventralis, kurz hinter dem Collum scapulae. Der Muskel ist zwischen den beiden Aponeurosen in dorso-medialer Richtung gefiedert.

b) Pars caudalis

Die Pars caudalis bildet einen flachen, von den Vertebro-costaliae zum Scapulaende führenden Muskel. Flache Sehnenbündel entspringen ventral der processi uncinati einer variablen Rippenzahl und von den Fascies intercostales. Die Bündel bilden dorsalwärts je einen Muskelzipfel oder strahlen direkt in den durch die vereinigten Zacken geformten Muskelbauch ein.

Die oberflächlichen Fasern bilden auf der Insertionsseite und die tiefen Fasern auf der Ursprungsseite eine Aponeurose aus, ohne dass dadurch aber zwei Schichten gebildet werden oder von einem gefiederten Muskel gesprochen werden kann. Die Insertion beschränkt sich auf das caudale Ende des Corpus scapulae. Der Muskel endet vorne aponeurotisch und gegen die Scapulaspitze hin fleischig an dem Margo ventralis. Muskelfasern des caudalen Randes inserieren bei *Tadorna tadorna*, *Tachyeres* und *Nettapus* am ebenfalls hier endenden *M. rhomboideus superficialis*. Bei *Nettapus* bildet dieser sogar eine ligamentartige, von der Wirbelsäule zur Scapulaspitze führende Aponeurose. Diese Aponeurose ist Insertionsstelle zahlreicher Muskelfasern der pars caudalis.

Die Kontraktion der partes cranialis und caudalis bewirkt die ventromediale Scapula-Adduktion und die Rippenbewegung in die Gegenrichtung.

c) Pars metapatagialis

Die pars metapatagialis repräsentiert bei allen Arten ein flaches Muskelband. Es erstreckt sich von der ventralen Hälfte einer variablen Anzahl Vertebrocostaliae zum Metapatagium hin. Der Muskel entspringt speciestypisch entweder mehr ventral oder mehr caudal, bei *Nettapus* deutlich cranial der pars caudalis. Unabhängig von dieser Lage besteht eine teilweise Verbindung der Ursprungsaponeurosen beider partes. Der Muskel beginnt ein- bis mehrzipflig, wobei in der Regel jede Rippe einen Zipfel bildet. Die Zahl der Zipfel stimmt demzufolge mit der Zahl der ursprungsgebenden Rippen überein. Die zwischen

den Rippen liegenden intercostalen Fascien sind im Ursprungsbereiche des Muskels kollagen ausgebildet.

Entsprechend der Ursprungsbreite konvergieren die Fasern des ungefederten Muskels mehr oder weniger gegen das Metapatagium hin und inserieren an drei bis vier humeralen Armschwingen, am metapatagialen Bindegewebe und an den elastischen Fasern des caudalen Metapatagiumrandes.

Anseranas weist einen in der Stärke die anderen Arten mehrfach übertreffenden und am deutlichsten cranialwärts entspringenden Muskel auf. Eine auffallend lange Ursprungsaponeurose kennzeichnet die Gattung Tadorna.

Eine Kontraktion des Muskels bewirkt am ausgebreiteten Flügel die Straffung des Metapatagiums.

M.serratus profundus

Der Muskel liegt zwischen dem M.scapulohumeralis caudalis und dem M.rhomboideus profundus. Er verbindet mehrere Rippen mit der Scapula.

Der Ursprung erstreckt sich cranialwärts bei Anseranas, Dendrocygna, Anser und Branta bis zur Halsmuskulatur in der Lage über dem ersten präthoracalen Cervicalwirbel. Bei den übrigen Arten erreicht er maximal die cervicodorsale Rippe. Das caudale Ende gestaltet sich bedeutend variabler, führt aber in keinem Falle über die dritte thoracale Rippe hinaus. Die Muskelfasern führen in parallelem oder schwach divergierendem Verlauf zum medioventralen Rand des Scapulaschaftes hin.

Die Muskelkontraktion führt zur Adduktion der Scapula.

M.scapulohumeralis cranialis

Dieser, im Verhältnis zum M.scapulohumeralis caudalis nur unbedeutend entwickelte Muskel verbindet den cranio-medialen Scapulaschaft mit dem Humeruskopf. Er bewirkt eine einfache Humerusadduktion gegen den Körper hin.

Der M.scapulohumeralis cranialis entspringt fleischig am

Collum scapulae, lateral der Facies articularis humeralis. Er ist vom M.scapulohumeralis caudalis durch die Breite der distalen scapularen Ankerung getrennt. Bei Dendrocygna ist diese Ankerung mit den caudalseitigen Muskelfasern assoziiert. Die mediallyseitigen Fasern zeigen eine im Masse variierende Konnektion mit der dorsocaudalen Gelenkhülle.

Die Insertion des parallelfaserigen Muskels erfolgt am Humerus zwischen den beiden Köpfen des M.humerotriceps. Dazu bildet die Basis des Crus dorsale fossae eigens eine Eminentia aus. Bei Somateria und den Mergini greift die ventrale Muskelfälfte gar in die hier beginnende Fossa pneumotricipitalis hinein.

M.scapulohumeralis caudalis

Er verbindet den caudalen Scapulaschaft mit dem Humeruskopf. Der Ursprung erstreckt sich fleischig über die Lateralfläche und sehnig über die ventrale Kante des Corpus scapulae. Einige Fasern gehen zusätzlich vom Retinaculum scapularis und von der caudalen Ursprungsaponeurose des M.subscapularis aus. Bei Somateria zeigt der Muskel eine Beziehung der cranialen Fasern zur distalen scapularen Ankerung des M.scapulotriceps.

Der konvergente Faserverlauf ist grösstenteils durch den breiten Ursprung von der Scapula und die punktförmige Insertion am Humerus bedingt. Die caudal von der Scapula entspringenden Muskelfasern bilden gegen die Insertion hin eine lateroventrale Sehnenplatte aus. Die cranialwärts von der Scapula abgehenden Fasern verlaufen parallel an diese Sehnenplatte. Die Faserlängen sind innerhalb des Muskels eines Individuums konstant und vergrössern sich interspezifisch mit wachsender Länge des Hebelarmes am Humerus. Die Insertion des M.scapulohumeralis caudalis erfolgt an dem Crus ventrale fossae des Humerus, distoventral des Tuberculum ventrale.

Der Muskel bewirkt zusätzlich zur Humerusadduktion eine pronierende Flügelrotation.

Mm.subcoracoscapulares

Die Mm.subscapularis und subcoracoideus, oft aufgeführt als Mm.subcoracoscapulares (Fürbringer 1902), werden hier auf Grund der Faserverflechtungen und -Überschneidungen gemeinsam behandelt.

Der M.subscapularis und das Caput ventrale M.subcoracoideus lassen sich im Ursprung vom Gesamtmuskel isolieren. Sie verwachsen erst kurz vor der Ausbildung der gemeinsamen Insertion an der Crus ventrale fossae des proximalen Humeruskopfes. Der M.subscapularis wird durch die in den Muskel einführende Insertionssehne des M.serratus superficialis pars cranialis nur undeutlich in ein Caput laterale und ein Caput mediale getrennt.

Für den Muskelursprung lässt sich ein genustypisches Verhalten erkennen: Das Caput ventrale M.subcoracoideus entspringt fleischig von der Membrana sternocoracoclavicularis und in variierendem Ausmasse auch vom Coracoid. Das ventrale Muskelende erreicht bei Tachyeres das Sternum mittels einer Aponeurose. Bei Anas und Aythya entspringen fleischige Fasern vom medialen Ende des Labium internum sulcus coracoideus. Im Tribus Mergini geht der Muskel bei Bucphala und Mergus nur von der Membran aus und bleibt 5 - 9 mm vom Sternum entfernt. Somateria zeigt eine Wanderung des Caput ventrale auf der Membran gegen das Sternum hin. Der Muskel bleibt im Ursprung auf der Membran, liegt aber unmittelbar über dem Sternum. Bei Melanitta endlich tritt das Caput ventrale mittels fleischiger Fasern mit dem Sternum in direkten Kontakt.

Die an der Clavicula entspringenden Muskelfasern lassen sich in einigen Fällen unschwer vom übrigen Muskelkomplex isolieren und führen an die Insertionssehne des Caput ventrale. Die Faserlänge dieser claviculären Fasern unterscheidet sich nicht von derjenigen des Caput ventrale, hebt sich aber von der Länge der scapulär entspringenden Fasern deutlich ab. Der claviculäre Ursprung ist bei Dendrocygna arcuata und bicolor sehnig ausgebildet und fehlt bei Anseranas, Cygnus, Somateria und Aythya ferina. Die Kontraktion der Mm. subcoracoscapulares bewirkt eine pronierende Humerusrotation und eine schwache Adduktion des Oberarmes.

M.coracobrachialis cranialis

Er verbindet das Acrocoracoid mit dem proximalen Humeruskopf. Die kräftige Ursprungssehne ist am Processus acrocoracoideus angesetzt und bildet die Verankerung der gestreckt zur lateralen Humerusseite verlaufenden Muskelfasern. Sie inserieren in der Impressio m.coracobrachialis cranialis.

Der Muskel ist relativ schwach entwickelt. Bei allen Arten ist er mit dem Lig.acrocoracohumerale verwoben. Die Verbindung zeigt sich in besonderer Stärke bei Tachyeres, Anas und Aythya.

Die Kontraktion führt zur Humerusabduktion in cranialer Richtung.

M.coracobrachialis caudalis

Der Muskel liegt auf der ventralen Körperseite dem M.supracoracoideus lateralseits an. Er bewirkt eine pronierende Drehung des Humerus um seine Längsachse. Der Muskel entspringt bei Dendrocygna und den Anserini durch einen oberflächlichen Kopf vom Sternum und durch einen tieferen Kopf vom Coracoid. In allen übrigen Arten ist nebst diesen zwei Köpfen ein dritter, lateroventral liegender Kopf ausgebildet. Dieser geht aponeurotisch vom Processus lateralis des Coracoides aus.

Der oberflächliche Kopf bedeckt mittels fleischiger Fasern das erste Drittel der lateral der Linea intermuscularis gelegenen sternalen Fläche und nimmt aponeurotisch den seitlichen Abschnitt des Labium externum sulci coracoidei ein. Bei Dendrocygna breitet er sich auch auf das kräftig ausgebildete Lig.sternocoracoideum laterale aus. Der tiefere Kopf geht fleischig von der lateroventralen Fläche der distalen Coracoidhälfte und aponeurotisch von dem Margo dorsalis des Coracoides aus. Beide Köpfe legen sich lateral an den M.supracoracoideus an und entspringen zum Teil von den intermuskulären Fascien.

Alle drei Köpfe sind vom Ursprung her in proximo-ventraler Richtung gefiedert und zeigen einen konvergenten Faserverlauf gegen die Insertionssehne hin. Diese endet kräftig an der Crus dorsale fossae und dorsal des Tuberculum ventrale humerale.

M. pectoralis

Der bedeutendste aller Flugmuskeln ist bei den Anatidae vierteilig ausgebildet, bestehend aus den partes thoracica, propatagialis, subcutanea abdominalis und subcutanea thoracica.

a) pars thoracica

1. Ursprung vom Sternum: Der Hauptteil der Fasern entspringt ventral von der Carina sterni, lateral von den Facies muscularis sterni, cranial von der Membrana cristoclavicularis und caudal vom Trabecula lateralis und der Membrana incisura sterni.
2. Ursprung von der Clavicula: Ein bedeutender cranialer Anteil geht fleischig von der Caudal- und der Ventralseite der Clavicula aus. Bei starker Muskelentwicklung (Anserini) greift der Ursprung auf die craniale Claviculakante über.
3. Ursprung der Membrana sternocoracoclavicularis: Die Membrana sternocoracoclavicularis dient entlang ihres cranialen Randes als Ursprung fleischiger Fasern des M. pectoralis. Bei Anser und Cygnus gehen die Fasern von der gesamten Membranfläche aus.

Die Konstruktion der pars thoracica zeigt im wesentlichen eine oberflächliche und eine tiefe Muskellage. Die Sonderung erfolgt gegen den lateralen Rand hin nur unvollständig. Die Fasern der oberflächlichen Lage entspringen der Clavicula und der Carina sterni und verlaufen unter starker Konvergenz zur Insertionsaponeurose hin. In der ventralen Ansicht des Muskels erscheint eine Ursprungsaponeurose entlang der Carina sterni, eine dreieckige craniale Insertionsaponeurose zur Crista lateralis des Humerus hin, sowie eine lateral gelegene, dreieckige Insertionsaponeurose. Die interne Ansicht der oberflächlichen Lage zeigt eine cranial der Membrana incisura sterni beginnende und zur Crista lateralis humeri hinführende Insertionsaponeurose. Diese wird von den Insertionssehnen der an der Carina sterni entspringenden, tiefen Fasern gebildet. Sie ist zusammen mit der Membrana incisura sterni Ursprung aller Fasern der tiefen Muskellage.

Die Fasern der zweizeipfligen, tiefen Lage beginnen an der ventralen Sehnenplatte und enden an der Insertionsaponeurose beider Lagen. Der mediale Muskelzipfel bildet überdies eine

aberrante, in die Caudalseite des M.biceps einmündende Sehne. Dieses Merkmal fehlt bei Somateria.

Die pars thoracica ist mit Ausnahme von Tachyeres bei allen Arten breiter als das Sternum. Der seitlich überlappende Teil ist durch die eigens dazu ausgebildete sternocostale Membran mit dem Brustbein verbunden. Diese endet am Lateralrande des internen caudalen Sehnenspiegels.

Die Insertion der pars thoracica erfolgt an der Crista lateralis humeralis. Zentrale fleischige Fasern sind dabei von einer aponeurotischen Hülle umschlossen. Die oberflächliche Muskelfascie ist kollagen verstärkt und endet an der ventralen Aponeurose des M.biceps, bei Aythya zudem an der gemeinsamen Insertionssehne der Mm.tensor propatagialis und pectoralis pars propatagialis. Die Muskelkontraktion hat den Flügelabschlag zur Folge.

b pars propatagialis

Dieser Muskelteil hebt sich im Ursprung nur unscharf von der pars thoracica ab. Die oberflächlichen Fasern der partes propatagialis der beiden Körperhälften stehen über die Membrana cristoclavicularis miteinander in Verbindung. Caudalwärts wird zudem auch die Carina sterni als Ursprung benutzt. Die Fasern der pars propatagialis verlaufen unter schwacher Konvergenz zur Crista lateralis humeri hin und heben sich kurz vor der Crista durch Ausbildung einer Aponeurose von der pars thoracica m.pectoralis ab. Diese Aponeurose verbindet sich mit der Insertionsaponeurose des M.tensor propatagialis vor der gemeinsamen Insertion am Propatagium.

Bei Anseranas bildet sich an Stelle einer einfachen Aponeurose ein dreiteiliger Sehnenkomplex aus: die oberflächlichste der drei Sehnen endet an der Insertionsaponeurose des M.tensor propatagialis, die mittlere Sehne am Fibroelastischen Band des Propatagiums und die tiefere Sehne legt sich der dorsalen Fascie des M.extensor metacarpi radialis an.

Die Muskelkontraktion verstärkt die Spannung des Propatagiums während des Flügelabschlages.

c) partes subcutaneae

Beide subcutanen partes abdominalis und thoracica sind innerhalb der Anatidae unbedeutend entwickelt.

Pars subcutanea abdominalis: Zerstreute Sehnen gehen von der verstärkten Fascie der Bauchmuskulatur aus, formieren sich später zu einer Aponeurose und bilden auf der Höhe des caudalen Sternumrandes ein flaches, parallelfaseriges Muskelband aus. Bei gutem Ernährungszustand des Individuums ist der Muskel vollkommen in das subcutane Fettgewebe eingelagert. Die Insertion erfolgt in der Haut des seitlichen, abdominalen Federtraktes.

Pars subcutanea thoracica: Die pars subcutanea thoracica beginnt als geschlossenes parallelfaseriges Muskelbündel in der thoracolateralen Subcutis und legt sich weiter cranialwärts der pars thoracicus m.pectoralis seitlich an, ohne aber mit dieser in direkten Kontakt zu treten. Gegen die Insertion hin geht die pars subcutanea thoracica in eine kurze Aponeurose über und schliesst sich der Insertionsaponeurose der Pars thoracicus m.pectoralis kurz vor der crista lateralis humeralis caudalseits an.

M.supracoracoideus

Der Muskel liegt auf der Ventralseite des Sternums. Er stellt den bedeutendsten Flügelheber dar.

Die Muskelfasern entspringen lateral von den Facies muscularis sterni und ventral von der Carina sterni. Cranial gehen wenige Fasern auch von der Membrana sternocoracoclavicularis und von der disto-ventralen Coracoidkante aus. Alle Fasern führen zur Muskelmitte an eine dorso-ventral ausgerichtete Sehnenplatte. Diese rundet sich in ihrem Verlauf entlang der ventralen Coracoidhälfte allmählich ab und wird durch den Canalis triosseus auf die dorsale Körperseite übertragen. Hier inseriert sie am Tuberculum dorsale des Humerus.

Caudalseits dehnt sich der Muskel bis zum Sternumende hin aus. Einzig bei Cygnus verbleibt sein Ursprung in der vorderen Sternumhälfte (s. 4.1.1.). Im übrigen ist der M.supracoracoideus interspezifisch von uniformem Erscheinungsbild.

M.latissimus dorsi(Abb. 2)

Der Muskel ist bei den untersuchten Arten durch die partes cranialis, caudalis und metapagialis vertreten. Sie repräsentieren drei voneinander unabhängige Muskellagen. Einzig bei Somateria inserieren Fasern der Caudalseite der pars cranialis mittels kurzer Sehnen auf den Muskelfasern der pars caudalis.

Eine Kontraktion der partes cranialis und caudalis bewirkt eine Humerusadduktion gegen den Körper hin. Die pars metapagialis zieht das Metapagium gegen den Körper hin.

Pars cranialis: Die Pars cranialis geht von den Processi spinosi einer variablen Anzahl thoracaler Wirbel aus. Bei vielen Arten greift der Ursprung auf den cervicodorsalen Wirbel über. Sie entspringt kurz aponeurotisch und ist im cranialen Abschnitt meist mit der Ursprungsaponeurose des M.rhomboideus superficialis verwachsen. Der flache, bandförmige Muskel verläuft gestreckt über die Scapula, schiebt sich im weiteren zwischen die Pars caudalis und den M.scapulotriceps ein und inseriert an der cranialen Kante des proximalen Humerusschaftes. Die Fasern des ungefiederten Muskels führen entsprechend den Ursprungs- und Insertionsbreiten in mehr oder weniger ausgeprägter Konvergenz distalwärts und inserieren fleischig oder kurz aponeurotisch am Humerus.

Die Distanz zwischen Insertionszentrum und Drehpunkt im Schultergelenk wächst mit zunehmender Humeruslänge. Im prozentualen Vergleich bleibt sie allerdings innerhalb enger Grenzen. (25 % bei Anseranas und Dendrocygna, 33 % bei Anser, Branta und Anas platyrhynchos)

Pars caudalis: Die Pars caudalis entspringt von den Processi spinosi von 1 - 2 thoralen Wirbeln wechselnder Lage, überkreuzt im weiteren Verlaufe die Scapula und die Pars cranialis und unterfährt anschliessend den M.scapulotriceps. Sie bildet mit der humeralen Ankerung des M.scapulotriceps eine gemeinsame, dorsal des Margo caudalis humeralis inserierende Aponeurose aus. Bei Somateria liegt der Ursprung weit caudalseits am Os ilium. Bei

Tachyeres weist der Muskel nebst der Aponeurose vom 7. und 8. Thoracalwirbel eine weitere, vom Os ilium herführende Aponeurose auf. Die beiden Sehnenzüge treffen sich spitzwinklig.

Die Distanz zwischen Insertionszentrum und Drehpunkt im Schultergelenk variiert prozentual zur Humeruslänge innerhalb 12 % (*Dendrocygna arcuata*, *Anas clypeata*) und 18 % (*Nettapus*).

Pars metapatagialis: Sie ist durch ein schmales parallelfaseriges Muskelband repräsentiert. Dieses erstreckt sich, von der dorsalen Fascie der Pars caudalis ausgehend, zum Metapatagium hin. Die Insertion erfolgt an 2 - 4 humeralen Armschwingen. Das kompakte Muskelende wird von der ebenfalls hier inserierenden Pars metapatagialis m. serratus gedeckt.

M.tensor propatagialis

Der M.tensor propatagialis, in vielen anderen Vogelordnungen (George und Berger 1966) aus Pars longa und Pars brevis zusammengesetzt, zeigt innerhalb der Anatidae die Tendenz zu einer Sonderung (v.a. *Cygnus*), erreicht aber niemals eine klare Trennung in zwei voneinander unabhängige, funktionelle Einheiten.

Der Muskel entspringt fleischig von der Apex clavicularis und der Omalis claviculae. Einige, am caudalen Muskelrande gelegene Fasern gehen von Fasern des M.deltoideus major aus. Der M.tensor propatagialis verbreitert sich vom Ursprung her kontinuierlich gegen die Insertion hin. Diese Verbreiterung wird mittels Faserdivergenz erreicht.

Distalseits bildet der Muskel zwei Insertionsaponeurosen aus: die **c r a n i a l e** Aponeurose verbindet sich mit der Insertionsaponeurose des M.pectoralis pars propatagialis zu einer kräftigen, am Ligamentum elasticum propatagiale inserierenden Sehne. Die **c a u d a l e** Aponeurose fächert zu einer breiten Insertion auf. Sie endet proximal an den humeralen Armschwingen (*Dendrocygna*, *Anserini*, *Tadorna*) und distal am M.extensor metacarpi radialis und den Fascien der ulnaren Armschwingen.

Der Muskel reguliert die Spannung des Propatagiums und bewirkt die Horizontalspreizung der ellbogennahen Armschwingen.

Deltoideus major

Der Muskel zeigt bei allen untersuchten Arten einen zweiköpfigen Ursprung. Der eine Kopf geht superficial von den Extremitas omalis claviculae und der andere profundal vom Acromion scapularis aus. Die Faserzahl des scapularen Kopfes erreicht maximal einen Viertel der Zahl des clavicularen Kopfes. Die folgenden, accessorischen Ursprungsstellen sind quantitativ unbedeutend:

Das Acrocarocoid (Anseranas, Dendrocygna arcuata und bicolor, Tadorna, Tachyeres, Aix, Nettapus, Mergini)

das Lig. acrocoracoclaviculare (Anseranas, Dendrocygna, Anas, Aix, Nettapus, Aythya, Mergini)

die laterale Fläche des Apex clavicularis (alle Arten)

das Lig. acrocoracoacromiale (Anas superciliosa, Nettapus)

das Lig. coracoscapulare dorsale (Somateria, Tadorna)

die Fibrocartilago humerocapsularis (bei Anseranas und den Anserini)

Die Fasern entspringen fleischig oder sehr kurz sehnig. Einzig von der Lateralfläche des Apex clavicularis und vom Acrocoracoid gehen etwas längere Sehnen aus, bei Tachyeres sogar eine starke Aponeurose.

Die Fasern des caudoventralen s c a p u l a r e n Kopfes verlaufen auf der Ventralseite des gemeinsamen Muskelbauches. Sie unterkreuzen die Fasern des clavicularen Kopfes von caudal nach cranial und inserieren fleischig an der humeralen Ankerung des M. scapulotriceps, der dorsalen Humerusfläche zwischen der crista pectoralis und der Insertion des M. latissimus dorsi pars cranialis. Eine kurze Aponeurose führt an die crista pectoralis.

Die Fasern des c l a v i c u l a r e n Kopfes verlaufen im Muskelbauch zentral und superficial. Wenige, nach caudoventral führende Fasern, inserieren an der schon erwähnten humeralen Ankerung des M. scapulotriceps. Der Hauptteil der Fasern bildet eine breite, dünne Aponeurose mit beginnender Insertion am Margo cranialis humeralis, unmittelbar nach der Crista pectoralis. Das Ende der Insertion findet sich immer in der distalen Hume-

rushälfte und erreicht bei Tachyeres sogar den Ursprung des M. extensor metacarpi radialis.

Bemerkenswert ist das konstante Auftreten einer scapularen Ankerung, ausgehend von der Facies lateralis scapularis (Retinaculum). Ein kollagenes Band führt etwa in der Mitte des Muskelbauches caudalseits ein, verläuft nach cranial und gliedert sich in eine Unzahl feiner kollagener Fasern auf, die mit den Muskelfasern in Kontakt treten.

Der M. deltoideus major ist auf der Cranialseite in wechselndem Masse vom M. tensor propatagialis überdeckt. Auf der Caudalseite legt er sich dem M. scapulotriceps an oder überlagert ihn bei starker Entwicklung teilweise.

Der Muskel wirkt flügelhebend.

M. deltoideus minor

Der Muskel besteht bei allen untersuchten Anatidae aus den Partes cranialis und caudalis. Diese sind deutlich gesondert. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu den Darstellungen Fürbringers (1902): Er beschreibt bei den Anseres die beiden Partes als nicht oder kaum gesondert. Möglicherweise versteht Fürbringer die kräftige Pars caudalis als M. deltoideus minor und übersieht die schwache Pars cranialis.

Die Muskelfasern der pars caudalis entspringen von der Membrana sternocoracoclavicularis und werden im Canalis triosseus auf die dorsale Körperseite übertragen. Bei Anseranas und den Anserini wird der Muskel durch vom Lig. coracoscapulare ausgehende Fasern verstärkt. Die Insertion erfolgt zwischen den Ansätzen der Mm. pectoralis und coracobrachialis cranialis an der crista des proximalen Humeruskopfes.

Die Muskelfasern der schwächeren Pars cranialis führen von der Membrana sternocoracoclavicularis her, in cranialer Lage zur Pars caudalis, durch den Canalis triosseus und inserieren über eine kurze Sehnen proximo-cranial der Pars caudalis.

Der Muskel hebt den Humerus gegen die Vertikale.

M.scapulotriceps

Der Muskel entspringt mit dem Hauptteil seiner Fasern von der Scapula und vom distalen Ende der Clavicula. Zudem ist er in wechselnder Ausprägung durch Aponeurosen und kollagene Ankerungen mit dem Humerus und der Scapula verbunden.

Der s c a p u l a r e Kopf beginnt fleischig am Tuberculum scapulotricipitis und breitet sich bei kräftiger Entwicklung bis zur Insertionsstelle des Lig.acrocoracoacromiale am Acromion aus. Bei Anseranas reicht der Ursprung nicht über das erwähnte Tuberculum hinaus. Der c l a v i c u l a r e Kopf ist auf das caudale Ende der Clavicula beschränkt. Er beginnt bei Anseranas sem. durch eine Aponeurose von der ventralen Claviculakante, bei den übrigen Arten fleischig von der lateralen Fläche und der Dorsalkante der Clavicula.

Zudem finden sich die folgenden accessorischen Ursprungsstellen:

Die proximale scapulare Ankerung entspringt cranial der Facies articularis humeralis und fehlt bei keiner der untersuchten Arten.

Die distale scapulare Ankerung geht bei allen Arten zwischen den Ursprungsstellen der Mm.scapulohumeralis cranialis und caudalis vom Scapulaschaft aus.

Die proximale humerale Ankerung zeigt innerhalb der Anatidae im Ursprung die folgende Variabilität: Sie fehlt bei Dendrocygna, entspringt bei Anseranas von der Fibrocartilago humerocapsularis, bei Anser von der crus dorsale fossae, dem Margo caudalis und der Fibrocartilago humerocapsularis und bei Tadorna ferruginea von der Caudalseite der Crista pectoralis und der Fibrocartilago humerocapsularis. Bei Tadorna tadorna ist die Ankerung verzweigt. Der eine Ast führt von der Caudalseite der Crista pectoralis und der Fibrocartilago, der andere Ast von einer dorsal der Insertionssehne des M.supracoracoideus gelegenen Kante her, in das gemeinsame kollagene Band ein. Alle übrigen Arten weisen nur noch den letztgenannten Ast auf. Dieser überdeckt die Insertionssehne des M.supracoracoideus meist vollständig.

Die distale humerale Ankerung geht von einem dorsal des proximalen Schaftendes gelegenen Tuberculum aus. Diese Ankerung ist mit der Insertionssehne des M.latissimus dorsi pars caudalis verschmolzen. Sie führt als starke Aponeurose in die Cranialseite der ventralen Sehnenplatte des M.scapulotriceps ein. Bei Nettapus ist die distale humerale Anke-

rung verdoppelt: das craniale Band unterlagert wie üblich den *M. latissimus dorsi pars caudalis*, das caudale Band überfährt diesen Muskel.

Die proximale scapulare und die proximale humerale Ankerung sind bei *Tadorna*, *Tachyeres*, *Anas*, *Aythya*, *Somateria*, den *Cairini* und den *Mergini* zu einem sich von der Scapula zum Humerus erstreckenden kollagenen Band verschmolzen.

Bei vielen Arten, insbesondere der Gattung *Anas*, enden die kollagenen Fasern der distalen scapularen Ankerung nicht in der ventralen Sehnenplatte des *M. scapulo-triceps*, sondern weben sich nur in diese ein und setzen sich als proximale humerale Ankerung fort. Die beiden Ankerungen können somit als ein *Lig. scapulo-humerale* aufgefasst werden.

Eine weitere scapulare Ankerung (*Retinaculum*) geht lateral von der Mitte des Scapulaschaftes aus, unterkreuzt den *M. latissimus dorsi pars cranialis* und zeigt eine Bifurkation vor der Caudalkante des *M. scapulo-triceps*. Der eine Ast webt sich dorsal und ventral zwischen die Muskelfasern des *M. scapulo-triceps* ein, der andere Ast führt zum *M. deltoideus major*. Dieses *Retinaculum* ist nicht Ursprung von Muskelfasern und entspricht somit mehr einer zusätzlichen Muskelhalterung.

Der *M. scapulo-triceps* ist in seiner Konstruktion ein einfach gefiederter Muskel mit ventro-dorsalem Faserverlauf. Eine ventrale Sehnenplatte geht von der proximalen scapularen und der proximalen humeralen Ankerung aus und wird durch die distale scapulare und die distale humerale Ankerung verstärkt.

Eine Faserlänge nach dem Ursprung des Muskels von der Scapula und der Clavicula bildet sich auf der Dorsalseite des Muskels ebenfalls eine schwache Sehnenplatte aus.

Durch die Kraftwirkung aller drei *Mm. triceps* wird der Arm im Ellenbogengelenk gestreckt.

M.humerotriceps

Der M.humerotriceps liegt auf der medialen Humerusseite. Der Ursprung wird im wesentlichen durch zwei Köpfe gebildet: Der *dorsale* Kopf geht fleischig von einer zwischen Crus dorsale fossae und Margo caudalis gelegenen Fossa aus. Die Fasern führen von proximo-caudal nach disto-cranial und inserieren auf dem ventralen Kopf. Der *ventrale* Kopf füllt im Ursprung die Fossa pneumotricipitalis mittels fleischiger Fasern aus und wird durch eine von der crus ventrale abgehende Aponeurose verstärkt. Die Fasern verlaufen von proximo-cranial nach disto-caudal und führen im Muskel zur Ausbildung einer inneren Aponeurose. Dies wird gegen die Insertion hin verstärkt und rundet sich zu einer kräftigen Sehne ab. Die Aponeurose von der Crus ventrale bildet bei Tadorna kurz nach dem Ursprung einen accessorischen ventralen Kopf aus. Der dorsale Kopf des M.humerotriceps ist bei Anseranas nur andeutungsweise entwickelt.

Der Muskel inseriert gemeinsam mit den Mm.scapulotriceps und coracotriceps mittels einer kräftigen Sehne proximo-caudal am Olecranon ulnaris.

M.coracotriceps und

M.expansor secundariorum

Die Ursprungssehnen der Mm.coracotriceps und expansor secundariorum sind miteinander untrennbar verschmolzen. Aus diesem Grunde kann nur eine für beide Muskeln geltende Darstellung der Origo gegeben werden. Da der Ursprung in tribus-typischer Art variiert, ist seine Beschreibung auf dem Niveau dieses Taxons gehalten (Tab.10):

Anseranatini: Die gemeinsame Ursprungssehne beider Muskeln ist verzweigt: Der caudale Ast entspringt durch eine Sehne in vergleichsweise ungewöhnlicher Stärke von einem dorsalen Tuberculum des Labium internum sulci coracoidei. Der craniale Ast geht von der medialen Acromionseite der Scapula aus.

Dendrocygnini, Tadornini, Anatini: Die ventrale Sehnenplatte des M.sternocoracoideus bildet die Ankerung für den kürzeren, caudalen Ast. Der längere craniale Ast nimmt sich die mediale

Acromionseite zum Ursprung. Bei Tachyeres geht der kürzere Ast von den Fascien der sternocostalen Muskulatur aus.

Anserini, Cairinini: Die Sehne des caudalen Astes verbindet sich mit der Sehne desselben Astes der Gegenseite. Der craniale Ast geht von den Fascien der Halsmuskulatur aus.

Aythini: Der caudale Ast entspringt von den intermuskulären Fascien der Mm. sternocoracoideus und coracobrachialis caudalis. Der craniale Ast führt an die unter der Halsmuskulatur gelegene Membran.

Mergini, Somateriini: Bei Mergus albellus verhält sich der Ursprung in derselben Art wie beim Tribus Aythini. Den übrigen untersuchten Arten dieser Tribus fehlt ein pectoraler Ursprung der beiden Muskeln.

Nach der Vereinigung der beiden Aeste führt eine gemeinsame Sehne zwischen den Mm. scapulothoracalis und coracobrachialis caudalis aus dem Brustraum heraus und verläuft auf der Streckseite des Humerusschaftes distalwärts. Bei Somateria, Melanitta und Aythya sind die Federn des gesamten humeralen Federtraktes, bei den übrigen Arten nur diejenigen der distalen Hälfte, fleischig mit dieser Sehne verbunden.

Im weiteren Verlaufe verzweigt sich die Sehne auf der Höhe des distalen Humerusdrittels. Der Hauptast wird durch Muskelfasern verstärkt und führt über die Streckseite des Ellbogens an die Federkiele von drei bis fünf ulnaren Armschwingen. Dieses Verhalten zeigt, dass es sich beim Hauptast um die Sehne des M. expensor secundarius handelt. Der wegführende Nebenast bildet bei Anseranas und Dendrocygna einige schwache Muskelfasern aus. Bei Anser, Branta, Tadorna und Anas bleibt er rein sehnig. Die Insertion dieses Astes erfolgt auf der Sehne des M. humerotriceps, bei Anas auf derjenigen des M. scapulothoracalis. Die Insertion zeigt wiederum, dass es sich um den rudimentären M. coracotriceps handelt. Bei den Vertretern der Cairinini, Aythini und Somateriini wurde eine Verzweigung ganz vermisst.

M. biceps brachii

Er liegt im Ursprung auf der Ventralseite des proximalen Humeralgelenkes, dreht sich distalwärts auf dem Humerusschaft

zur Cranialseite und inseriert proximo-cranial an Radius und Ulna.

Die lange, L-förmige Ursprungsaponeurose geht mit dem einen Ast (Caput coracoideum) vom Acrocoracoid, mit dem anderen Ast (Caput humerale) vom Tuberculum ventrale des Humeruskopfes aus. Das Caput coracoideum verbindet sich mittels kollagener Fasern mit der ventralen Aponeurose des M.coracobrachialis cranialis über kürzere Strecken, bei Somateria zudem auch mit dem Ligamentum arcocoracohumerale. Das Caput humerale ist bei Anser durch zwei übereinanderliegende, kollagene Faserschichten repräsentiert.

Bei Aythya geht eine sehnig verstärkte Gelenkhülle von der Crista zwischen Tuberculum dorsale und Caput humeri aus, spannt sich über den Humeruskopf und inseriert schliesslich am Acrocoracoid und am Tuberculum ventrale des Humerus.

Der Muskelbauch bildet sich, nach der Einflechtung des Caput humerale in das Caput dorsale, auf dem Niveau der Intumescencia (Fürbringer 1888, Buri 1900) aus. Er weist in seiner kurzfasrigen Konstruktion eine komplexe Struktur auf, ist aber durchwegs einfach gefiedert. Die Fasern führen von einer proximodorsalen Aponeurose zu einer distoventralen Aponeurose. Diese beiden Sehnenplatten sind im Erscheinungsbild charakteristisch und halten sich in ihrem Ausbildungsgrad an die Muskelstärke. Der Muskelbauch zeigt eine interne Spaltung von der Bauchmitte her zum Insertionsende hin. Die Hälften werden durch die gemeinsame disto-ventrale Aponeurose und durch querverbindende Muskelfasern zusammengehalten, bilden aber schon früh eine ulnare und eine radio-ulnare Insertionssehne aus. Bei Aythya spaltet sich die Sehne erst kurz vor der Insertion.

Anseranas und Dendrocygna weisen einen stark separierenden proximalen Muskelteil auf. Er entspringt vorwiegend den Sehnen des Caput humerale, vermischt sich aber bezüglich der Insertion mit dem übrigen Muskel. Bei allen Arten steht der M.biceps über die kollagen verstärkte ventrale Muskelfascie mit dem M.pectoralis, mit der Pars propatagialis m.biceps und mit den hume-

ralen Armschwingen in Verbindung.

Von den beiden Insertionssehnen führt die eine an das Tuberculum bicipitale der Ulna; die andere spaltet sich und inseriert mit dem cranialen Ast am Tuberculum bicipitale des Radius, mit dem caudalen Ast am Tuberculum bicipitale der Ulna. Die Muskelkontraktion bewirkt die Adduktion des Unterarmes.

Pars propatagialis

Sie repräsentiert eine ins Propatagium führende Aberration des *M. biceps brachii*. Die pars entspringt durch eine lange, mit dem Caput coracoideum gemeinsame, Aponeurose und bildet auf der Höhe der Crista pectoralis einen kurzen, dünnen Muskelbauch aus.

Die Insertionssehne zeigt im Verhalten zum Propatagium äußerst variable Beziehungen: Im einfachsten Falle strahlt sie in das propatagiale Bindegewebe ein und löst sich in eine Unzahl feiner Fasern auf (Tadorna) oder sie endet kompakt am Ligamentum elasticum propatagiale. In einer weiteren Möglichkeit teilt sich die Sehne und strahlt mit dem cranialen Ast in das Bindegewebe ein während der caudale Ast an das Ligamentum elasticum propatagiale führt (Aythya, Anas, Somateria).

Aythya zeigt das Mass der individuellen Variabilität darin, dass bald der eine, bald der andere Ast zur Hauptsehne werden kann. Ist der craniale Ast bedeutender, so inseriert er am Ende des Ligamentum elasticum propatagiale I (Aythya fuligula: 3 von 11 Individuen). Im umgekehrten Falle führt die Insertion des caudalen Astes an den *M. extensor metacarpi radialis* (4 von 11 Individuen). Schliesslich können auch beide Sehnen von gleicher Stärke sein (4 von 11 Individuen).

Bei Branta führt der Nebenast zum *M. extensor metacarpi radialis* und der Hauptast tritt mit dem Ligamentum elasticum propatagiale in Verbindung. Dieser dreht sich dann zur Vorderkante des Propatagiums hin und endet am Os metacarpale ulnare. Bei Melanitta heftet sich eine einfache Sehne vorerst an das Ligamentum elasticum propatagiale II an, wendet sich dann dem Unterarm zu und inseriert an den ulnaren Armschwingen.

Am bedeutungsvollsten scheint die pars propatagialis bei Anser zu sein: Die Insertionssehne repräsentiert die einzige Halterung des Ligamentum elasticum propatagiale II und hat somit den direktesten Einfluss auf die Spannung des Propatagiums.

M.brachialis

Der Muskel verbindet cranialseitig das distale Humerusende mit dem proximalen Ulnaende. Die Muskelfasern führen, direkt über den beiden Humeruscondylen, von der Fossa m.brachialis her an die Depressio m.brachialis der Ulna. Der M.brachialis ist bei allen Arten, im Verhältnis zu den anderen Muskeln des Vorderarmes ansehnlich, entwickelt. Durch die Muskelkontraktion wird der Arm im Ellenbogengelenk eingeknickt.

M.pronator superficialis

Er verbindet das distale Humerusende mit dem Radius. Die Ursprungssehne geht von einer über dem Tuberculum supracondylare ventrale gelegenen Impressio aus und fächert anschliessend zu einer caudoventralen Sehnenplatte auf. Davon ausgehend, führen die Muskelfasern in dorso-caudaler Richtung an die Cranial- und Ventralseite der proximalen Radiushälfte. Die an den M.supinator angrenzenden Fasern bilden mit dessen Fasern eine intermuskuläre Sehnenplatte aus. Sie senkt sich zwischen die beiden Muskeln ein und inseriert am Radius. Die Fasern des M.pronator superficialis sind um 30 - 50 % kürzer als die Fasern des M.pronator profundus. Dies indiziert eine Wirkung des M.pronator superficialis im Bereiche schwacher Unterarmpronationen. Der langfaserige M.pronator profundus dagegen agiert über das gesamte Pronationsspektrum.

M.pronator profundus

Dieser Muskel bildet zusammen mit dem M.entepicondyloulna-

ris eine gemeinsame Ursprungssehne. Sie geht vom Epicondylus ventralis des distalen Humerusendes aus und divergiert kurz nach ihrem Ursprung. Die dem M.pronator profundus zugehörigen Sehnenfasern verbreitern sich zu einer ventralen Aponeurose. Die Muskelfasern führen von dieser Platte her in dorsaler Richtung zum Radius und zur interossealen Membran. Die cranialseitigen Fasern inserieren an der inneren Radiusseite. Die caudalseitigen Fasern inserieren auf der Ventralseite der, in unterschiedlichem Masse ausgebildeten, Radius und Ulna verbindenden, interossealen Membran.

Der Muskel breitet sich bei Cygnus, über das proximale Radiusdrittel aus, erreicht bei Anseranas, Dendrocygna, Anser, Branta, Nettapus, Aix und Somateria das Ende des zweiten Radiusdrittels, bei Aythya das letzte Drittel und führt bei Tadorna, Tachyeres, Anas, Mergus und Bucephala gar an das Ligamentum interosseum radioulnare.

M.flexor carpi ulnaris

Der Muskel ist aus den partes cranialis und caudalis zusammengesetzt. Beide gehen durch eine einzige, kräftige Sehne vom Processus flexorius des Epicondylus ventralis des distalen Humerusendes aus. Die Sehne durchfährt anschliessend die pars tendinea der Trochlea humero-ulnaris. Kurz nach dieser ligamentösen Schleife verbreitert sich die Sehne zu einer intramuskulären, von abgehenden Muskelfasern umhüllten Aponeurose. Die cranial liegenden Muskelfasern (pars cranialis) führen aus dem Muskelbauch heraus und bilden eine, an der Proximalseite des Os carpi ulnare inserierende Sehne. Die Muskelfasern der Caudalseite (pars caudalis) heften sich bindegewebig oder sehnig den Federkielen der Armschwingen an und bilden zudem eine schwache, ebenfalls am Os carpi ulnare inserierende Sehne. Die caudalen Fasern sind vergleichsweise doppelt so lang wie die cranialen Fasern.

Die Muskelkraft überträgt sich über das Os carpi ulnare auf den Handflügel und bewirkt dessen Adduktion.

M.flexor digitorum superficialis

Der Muskel nimmt den Ursprung sehnig vom Caudalrand der Impressio des Epicondylus ventralis des distalen Humerusendes. Er liegt distal des gemeinsamen Ursprunges der Mm.pronator profundus und entepicondylo-ulnaris. Die kräftige Ursprungssehne des M.flexor digitorum superficialis verbreitert sich zu einem flachen Band, dem Ligamentum humerocarpale. Das Ligament tritt caudoventral mit den Federkielen der ulnaren Armschwingen und im Handgelenk mit der Aponeurosis ventralis in Beziehung. Es inseriert auf der Proximalseite des Os carpi ulnare.

In den zwei letzten Dritteln des Ligamentes bildet sich auf dessen dorsaler Seite der kurzfaserige, doppelt gefiederte, schwache Muskel aus. Die daraus hervorgehende Sehne umfährt das Os carpi ulnare auf dessen Cranialseite und wendet sich anschliessend, parallel zur Sehne des M.flexor digitorum profundus verlaufend, der cranialen Kante des Os metacarpale majus zu. Die Insertion erfolgt auf der cranialen Seite der proximalen Phalanx des Digitus majus und an einem proximo-cranialen Processus von dessen mittlerer Phalanx. Bei Tachyeres erreicht die Sehne nur die erste Phalanx.

Der Muskel agiert als Adduktor der Hand. Die Fasern sind dreimal kürzer als die Fasern des M.flexor digitorum profundus. Die Wirksamkeit des M.flexor digitorum superficialis beschränkt sich somit auf die erste Phase der Flügeladduktion.

M.flexor digitorum profundus

Der Muskel entspringt fleischig von der ventralen und cranio-ventralen Seite des Ulnaschaftes. Das proximale Ende liegt disto-caudal der Insertion des M.brachialis, das distale Ende proximal des im letzten Ulnadrittel beginnenden M.ulnometacarpalis ventralis. Einige craniale Fasern des M.flexor digitorum profundus gehen vom Ligamentum interosseum radioulnare aus.

Die ventral geformte Aponeurose bildet distal eine kräftige Insertionssehne. Sie verläuft cranialseitig parallel zur Sehne des M.flexor digitorum superficialis. Die Ablenkung auf die

Hand erfolgt über den Processus pisiformis des Os metacarpale. Die Sehne führt auf der cranialen Kante der Hand über das Os metacarpale majus und die erste Phalanx. Sie bifurkiert über dem distalen Ende dieser Phalanx. Beide Sehnen unterfahren eine durch die mittlere Phalanx gebildete, knorpelig überdachte proximale Sehnenführung. Der kurze Sehnenast inseriert an der zweiten, der lange an der dritten Phalanx des Digitus majus.

Da die Insertionssehne des Muskels caudal des Drehpunktes der Hand im Carpalgelenk liegt, führt die Muskelkontraktion zur Handadduktion. Der Muskel ist im Vergleich zum M. flexor digitorum superficialis bei ähnlicher Hebelarmlänge länger-faserig und wirkt somit über ein grösseres Adduktionsspektrum.

M. extensor metacarpi radialis

Der Muskel ist aus Caput dorsale und Caput ventrale zusammengesetzt. Beide verbinden über mehrere Gelenke das distale Humerusende mit dem Metacarpus.

Das Caput ventrale entspringt fleischig und sehnig vom schwach prominenten Tuberculum supracondylare dorsale. Dorsal und ventral formen sich lange Sehnenplatten. Die Muskelfasern führen von diesen Platten her in das Muskelzentrum ein, wo sich, um eine Faserlänge verschoben, eine interne Sehnenplatte ausbildet. Diese wird im weiteren Verlaufe zusehends stärker und führt schliesslich als Insertionssehne aus dem Muskelbauch heraus. Das Caput dorsale ist doppelt gefiedert.

Die Ursprungssehne des Caput dorsale ist über eine kürzere Distanz mit der dorsalen Sehnenplatte des Caput ventrale und den rechtwinklig überkreuzenden kollagenen Fasern des Propagium verschmolzen. Die Sehne hebt sich distalwärts vom caput ventrale ab und bildet ventralseitig eine Sehnenplatte aus. Davon ausgehend, führen die Muskelfasern an eine dorsal sich bildende Sehnenplatte. Diese wird weiter distal zur

Insertionssehne des Caput dorsale. Der Muskel wird distoventral durch einige, der ventralen Sehnenplatte entspringende Fasern verstärkt. Sie bilden eine schwache, an die Hauptsehne führende Sehne aus. Das Caput dorsale ist einfach gefiedert.

Die Insertionssehnen der beiden Capita ventrale und dorsale verschmelzen bei *Cygnus*, *Anser*, *Branta*, *Tachyeres*, *Anas crecca* und *Anas clypeata* kurz nach ihrer Entstehung, bei *Dendrocygna*, *Tadorna*, *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* über dem Radiale und bei *Anseranas*, *Anas platyrhynchos* und *Anas superciliosa* kurz vor deren gemeinsamer Insertion am *Processus extensorius* des *Os metacarpale alulare*.

Die Fiederungswinkel beider Muskelteile unterscheiden sich interspezifisch nicht. Sie betragen rund 30° . Die Fasern des Caput ventrale sind genau doppelt so lang wie die Fasern des Caput dorsale.

Die Muskelkontraktion führt zur *Carpometacarpusabduktion*. Diese wird zu Beginn durch Caput ventrale und dorsale ausgelöst und erfolgt mit zunehmender Handstreckung und erreichter Maximalkontraktion des kurzfasrigen Caput dorsale nur noch durch das langfasrige Caput ventrale. Die Abnahme der Gesamtkontraktionskraft durch Ausfall des Caput dorsale wird bei zunehmender Abduktion durch die Verlängerung des Hebelarmes kompensiert (Abb. 3). Der Hebelarm wird durch wachsende Entfernung des Drehpunktes vom *Processus extensorius* vergrößert.

Bei allen Kontraktionszuständen und selbst bei maximaler Muskeldilatation wird zudem eine Ellenbogenstreckung passiv über den Muskel auf die Hand übertragen und führt zu deren Abduktion. Wird der Muskel experimentell vom Humerus abgetrennt, so bleibt die Hand während der Ellenbogenstreckung unbewegt.

M. extensor digitorum communis

Der Muskel entspringt sehnig vom proximalen Rande der *Impressio* des *Epicondylus dorsalis* des distalen Humerusschaftes. Er inseriert an den *Digitus alularis* und *majoris*.

Caudalseits bildet sich nach dem Ursprung ein breites Reti-

naclum. Es inseriert teilweise gemeinsam mit dem Retinaculum m. extensor metacarpi ulnaris an der proximodorsalen Ulnarseite. Cranialseits verbreitert sich der Ursprung zu einer Aponeurose. Der Muskelbauch führt von dieser Aponeurose her mit ventralem Faserverlauf distalwärts und läuft in eine weitere Aponeurose aus. Die daraus hervorgehende Insertionssehne wird am Ulnaende durch das Tuberculum retinaculi auf den Carpometacarpus übertragen. Sie bifurkiert auf der Höhe der Alulabasis: Der kurze Ast führt an die proximo-caudale Seite des Digitus alularis. Der längere Ast verläuft auf der Dorsalseite des Os metacarpale majus, wird am Carpometacarpusende in einer knorpeligen Führung auf die Cranialseite übertragen und inseriert an der proximo-cranialen Easis der ersten Phalanx des Digitus majus.

Der Muskel erwirkt über den kurzen Ast die Adduktion der Alula und über den langen Ast auf Grund des speziellen Sehnenverlaufes die Supination der Phalanges digiti majoris.

M. extensor metacarpi ulnaris

Der Muskel zeigt eine gemeinsame Ursprungsaponeurose mit dem Retinaculum m. extensoris metacarpi ulnaris und dem M. ectepicondylo-ulnaris. Sie geht von der Impressio des Epicondylus dorsalis humeralis aus.

Die dem M. extensor metacarpi ulnaris zugehörenden Ursprungssehnen bilden eine ventrale, der Ulna folgende Aponeurose. Die daran verankerten Muskelfasern führen zur Dorsalseite und formen hier eine weitere Aponeurose. Diese wird im letzten Ulnaviertel zur Insertionssehne, wird im Sulcus tendineus zur dorsalen Metacarpusseite geführt und inseriert zu Beginn des interossealen Spaltes am Os metacarpale majus. Die Sehne setzt im allgemeinen punktförmig an, dehnt sich aber bei Tachyeres und Anas über die dorsocaudale Kante des Os metacarpale majus aus und bildet in diesem Falle den Ursprung vieler Fasern des M. interosseus dorsalis.

Die Muskelkontraktion führt zur Flexion der Hand.

M.extensor longus alulae

Der Muskel zeigt innerhalb der Anatidae eine Reduktionstendenz: Er erstreckt sich bei Anseranas, Dendrocygna und den Anserini noch über die proximale Unterarmhälfte, beschränkt sich bei Tadorna auf das proximale Drittel und reduziert sich bei allen übrigen Arten im ulnaren Faseranteil auf die craniale Seite des proximalen Ulnakopfes.

Distalwärts wendet sich der Muskel zum Radius hin und bildet im letzten Radiusdrittel eine Sehne aus. Sie verläuft auf der Cranialseite des M.extensor longus digiti majoris und verschmilzt über dem Radiale mit der Sehne des M.extensor metacarpi radialis. Die gemeinsame Insertion beider Sehnen erfolgt auf der Cranialseite des Processus extensorius des Os metacarpale alulare.

In gemeinsamer Funktion mit dem M.extensor metacarpi radialis zeigt er gegenüber dessen Caput dorsale fünffache und gegenüber dessen Caput ventrale zwei- bis dreifache Faserlänge.

M.extensor longus digiti majoris

Der Muskel kann innerhalb der Anatidae durch die partes proximalis und distalis oder nur durch die pars proximalis repräsentiert sein.

Die Pars proximalis geht fleischig von der Caudalseite der distalen Radiushälfte aus. Der feine Muskel ist doppelt gefiedert. Die Insertionssehne verläuft cranial über den Condylus dorsalis ulnaris und wendet sich der Vorderkante des Os metacarpale majus zu. Die Pars distalis beginnt fleischig und sehnig am Ligamentum radiocarpometacarpale dorsale. Die durch die wenigen Fasern gebildete, schwache Insertionssehne schliesst sich in der Metacarpusmitte der Sehne der Pars proximalis an. Diese inseriert proximo-cranial an den ersten beiden Phalanges digiti majoris. Die Pars distalis fehlt bei Anseranas, den Cairinini, den Mergini und bei Somateria.

Durch die Muskelkontraktion werden die Phalanges digiti majoris obduziert.

M.supinator

Der Muskel geht vom distalen Humerusende aus. Der Ursprung vom cranialen Rande der Impressio am Epicondylus dorsalis ist vom Retinaculum m.extensor digitorum communis und von der gemeinsamen Ursprungsaponeurose der Mm.ectepicondylulo-ulnaris und metacarpi ulnaris überdeckt. Die Ursprungssehne des M.supinator verbreitert sich zu einer cranio-dorsalen Aponeurose. Davon ausgehend, führen die Muskelfasern in caudo-ventraler Richtung an die craniale und dorsale Seite der proximalen Radiushälfte.

Der M.supinator bewirkt die Unterarmsupination. Er ist im Vergleich zu den Pronatoren nur schwach ausgebildet.

M.ectepicondyle-ulnaris

Der Muskel verbindet den Epicondylus dorsalis des distalen Humeruskopfes mit der Ulna und mit der Membrana interossea antebrachialis. Der Ursprung erfolgt durch eine gemeinsame Sehne mit dem M.extensor metacarpi ulnaris vom caudalen Rande der Impression des Epicondylus dorsalis. Eine, mit Ausnahme von Anseranas, allen Arten zukommende accessorische Sehne geht von der caudalen Kante des Epicondylus dorsalis aus. Hauptsehne und accessorische Sehne vereinigen sich distalwärts zu einer Aponeurose. Die Muskelfasern des M.ectepicondylulo-ulnaris führen von der Ventralseite dieser Aponeurose her zur fleischigen Insertion an die dorsocraniale Ulnaseite. Einige Fasern inserieren zudem an der Membrana interossea antebrachialis. Die Hauptinsertion ersteckt sich bis zur Ulnamitte.

Der Muskelbauch ist auf der Proximalseite durch das Retinaculum m.extensor metacarpi ulnaris mit der Ulna und durch kollagene Fasern mit dem Caput radii verankert.

Der Muskel wirkt als Unterarmpronator.

M.entepicondylulo-ulnaris (Abb.8;9)

Er entspringt durch eine gemeinsame Sehne mit dem M.pronator profundus. Der Muskel führt an die Cranialseite des proximalen Ulnaschaftes und bewirkt die Unterarmsupination.

Die gemeinsame Sehne bifurkiert kurz nach deren Ursprung. Die dem M. entepicondylo-ulnaris zugehörigen Sehnenfasern werden zu einer cranio-ventralen Aponeurose. Sie bildet den Ursprung des Muskelbauches. Die Muskelfasern verlaufen in disto-caudaler Richtung zur Insertion an die Ulna. Die Anheftung erfolgt caudal der Insertion des M. brachialis und cranial des Ursprunges des M. flexor digitorum profundus.

M. ulnometacarpalis dorsalis

Der Muskel geht durch eine, gemeinsam mit dem Ligamentum m. ulnometacarpalis dorsalis gebildete, flache Sehne vom Tuberculum retinaculi des distalen Ulnaendes aus. Kurz nach dem Ursprung sondert sich das Ligament cranialwärts ab und gleichzeitig bildet sich ein schwacher Muskelbauch aus. Er inseriert an der Basis des Os metacarpale minus.

Der M. ulnometacarpalis dorsalis ist nur bei Anseranas und bei Cygnus kräftig entwickelt. Er bewirkt bei allen Arten die Handadduktion.

M. ulnometacarpalis ventralis

Er entspringt fleischig vom distalen Drittel der ventralen, ventro-caudalen und ventro-cranialen Ulnaseite. Die Fasern des einfach gefiederten Muskels bilden auf der Ventralseite eine Aponeurose. Daraus geht die Insertionssehne hervor. Sie verläuft auf der Cranialseite des Tuberculum carpalis, umfährt das Radiale und inseriert in der cranio-dorsalen Ecke der Facies articularis radiocarpalis am Carpometacarpus.

Der Verlauf und Insertionsort der Sehne machen diesen Muskel zu einem wirksamen Handpronator.

M. interosseus dorsalis

Der Muskel füllt auf der Dorsalseite des Carpometacarpus den interossealen Spalt aus durch proximal beidseitig und distal mehrheitlich nur noch vom Os metacarpale minus entspringende Mus-

kelfasern. Sie führen an eine, in der proximalen Hälfte zentral und im distalen Teil nahe des Os metacarpale majus gelegenen Sehne. Diese verläuft in einem knöchernen Kanal an das Carpometacarpusende, führt über die erste Phalanx und inseriert proximo-cranial und proximo-dorsal an den Phalanges 2 und 3 des Digitus majus.

Der Muskel bewirkt weder Flexion, noch Extension und weder Pronation, noch Supination der beiden Phalangen. Er hebt sie lediglich leicht an.

M. interosseus ventralis

Er liegt im interossealen Spalt auf der ventralen Carpometacarpusseite. Die Muskelfasern entspringen den Innenflächen der Metacarpi majus und minus und führen an eine gemeinsame, in deren Mitte gelegenen Sehne. Durch dieses Faserverhalten wird die doppelte Muskelfiederung erwirkt. Die Sehne führt am Ende des interossealen Spaltes auf die Dorsalseite des Carpometacarpus, verläuft über die erste Phalanx des Digitus major und wird an deren distalem Gelenkende auf die Ventralseite der zweiten Phalanx abgelenkt. Die Insertion erfolgt langgezogen auf deren Ventralseite.

Die Muskelkontraktion führt zur Adduktion der zweiten Phalanx.

M. extensor brevis alulae

Der Muskel entspringt fleischig von der Dorsalfläche des Os metacarpale alulare. Die Fasern verlaufen distalwärts zur Dorsalseite und bilden hier eine Aponeurose. Die daraus hervorgehende Insertionssehne heftet sich an den proximo-cranialen Processus der Phalanx digiti alulae an.

Der ansehnlich entwickelte Muskel wirkt als Abduktor der Alula.

M. abductor alulae

Er verbindet die Sehne des M. extensor metacarpi radialis mit dem Digitus alularis. Die Ursprungssehnen des M. abductor alulae führen auf der Ventralseite aus der Insertionssehne des M. exten-

sor metacarpi radialis heraus. Von diesen Ursprungssehnen her verlaufen die Muskelfasern in disto-dorsaler Richtung an den Digitus alularis. Sie inserieren teilweise fleischig an einer proximo-cranialen Eindellung der ventralen Phalanxseite und teilweise sehnig über die gesamte Länge der cranio-ventralen Phalanxkante. Dieser Muskellage entsprechend, funktioniert der Muskel mehr als Pronator dieser Phalanx denn als Abduktor.

M.flexor alulae

Der Muskel verbindet die Ventralseite des Os metacarpale alulare mit dem proximo-caudalen Processus der Ventralseite des Digitus alularis. Er entspringt fleischig zwischen dem Processus pisiformis und dem Processus extensorius. Die wenigen Muskelfasern sind in doppelter Fiederung angeordnet. Sie inserieren über eine kurze Sehne an der cranialen Alulafläche.

Durch die Muskelkontraktion schwenkt die Alula ohne Pronations- oder Adduktionseffekt ventralwärts. Bei Aythya wird die Alula sogar während dieser Abwärtsbewegung leicht abduziert.

M.adductor alulae

Er verbindet den Carpometacarpus mit der Alula. Die Fasern führen cranial fleischig und cranio-ventral sehnig von der proximalen Basis des Os metacarpale majus ausgehend unter Faserdivergenz an die Caudalfläche des Digitus alularis. Die Faserlänge wächst innerhalb des Muskels entsprechend der zunehmenden Hebel-
länge distalwärts an.

Der Muskel begrenzt die Maximalabduktion der Alula gegenüber dem Carpometacarpus bei weniger als 30° .

M.abductor digiti majoris

Der Ursprung des Muskels erstreckt sich von der kanalartigen Vertiefung zwischen Processus extensorius und Processus pisiformis des Carpometacarpus bis zu dessen disto-cranialem Ende. Einige Fasern entspringen zudem von der Seitenfläche des Proces-

sus pisiformis des Carpometacarpus. Die Muskelfasern enden oberflächlich an einer Aponeurose. Sie läuft distalwärts in eine Sehne aus. Diese inseriert am proximo-cranialen Processus der Phalanx proximalis digiti majoris.

M. flexor digiti minoris

Der Muskel verbindet den Carpometacarpus mit dem Digitus minoris. Die Muskelfasern entspringen von der Caudalseite des Os metacarpale minus und führen unter disto-caudaler Verlaufsrichtung zur gebildeten Insertionssehne. Diese heftet sich caudal an die zwei letzten Drittel des Digitus minoris an. Die am distalen Ende des Carpometacarpus abgehenden Muskelfasern inserieren an der proximocaudalen Seite des Digitus minoris. Dieser steht in kollagener Verbindung mit dem Federkiel der vierten Handschwinge. Ueber das Ligamentum elasticum überträgt sich die den Digitus minor abduzierende Muskelwirkung auf die weiteren Handschwingen.

3.1.2. Quantitative Muskelwerte

Tabelle 2 zeigt im intraspezifischen Vergleich für *Somateria mollissima* an einer grösseren Individuenzahl das Verhältnis zwischen den Muskelgewichten des Flügelhebers (*M.supracoracoideus*) und des Flügelseikers (*M.pectoralis*), sowie deren Relation zum Körpergewicht.

Die Gewichtsabnahme bis zu einem Wert von 1800 Gramm wirkt sich nicht auf die Muskelgewichte aus. Unterhalb dieses Grenzwertes fällt das Gewicht des *M.pectoralis* rasch ab: Die Reduktion des Körpergewichtes um 30% (von 1850 g auf 1350g) führt zur Abnahme des Pectoralisgewichtes um 80% ! Der *M.supracoracoideus* verhält sich über der Gewichtsgrenze von 1800 Gramm ähnlich, nimmt aber, wie der Trockengewichtsvergleich beider Muskeln zeigt, unterhalb dieser Grenze weniger rasch ab: Bei gut ernährten Individuen beträgt das Trockengewicht des *M.supracoracoideus* rund 12% des Trockengewichtes des *M.pectoralis*, bei abgemagerten Individuen dagegen bis zu 20%.

Dieses intraspezifisch unterschiedliche Verhalten verschiedener Muskeln und ihre Körpergewichtsabhängigkeit schränken den Sinn eines interspezifischen Vergleiches stark ein. Insbesondere werden funktionelle Deutungen einzelner Muskeln aus dem interspezifischen Vergleich der Muskelmassen verunmöglicht. Deshalb wird hier auf die Darstellung der Muskelgewichte und deren quantitativen Vergleich verzichtet.

3.2. Skelettproportionierung

3.2.1. Schultergürtelskelett; Tab. 3

Das Skelett des Schultergürtels wird aus Sternum, Coracoid Scapula und den zur Furcula verwachsenden Claviculae gebildet. Sternum und Coracoid sind von ihrer Ausprägung her die bedeutendsten Skelettelemente der Schultergürtelregion.

Die runde Form der Furcula ist messtechnisch nicht befriedigend erfassbar. Die Scapula liegt in der Körperlängsrichtung den Rippen auf. Sie hat somit keinen direkten Einfluss auf die aero- oder aquodynamischen Eigenschaften des Körpers und wird in der Betrachtung nicht berücksichtigt.

Um die Länge des Schultergürtelskelettes verschieden dimensionierter Anatiden (0,3 - 12 kg) interspezifisch vergleichbar zu machen, wird die maximale Pectorallänge, d.h. die Distanz zwischen cranialem Coracoidende und caudomedialem Sternumende, in Beziehung zur Gewichtslänge (Rensch 1948) gesetzt. Der gebildete Index wird als relative Pectorallänge bezeichnet. Bei *Aythya* beträgt er 11,2 - 11,4 und liegt bei allen anderen Anatiden zwischen 11,9 und 13,4.

Der Anteil des Coracoids an der absoluten Pectorallänge schwankt mit intraspezifischer Variationsbreite von $\pm 1\%$ interspezifisch zwischen 35 % und 43 %. Die Anserini zeigen Minimalwerte ($\bar{x} = 36\%$), die Aythyini und Mergini, unter Ausschluss von *Melanitta* (36 %) Maximalwerte ($\bar{x} = 42\%$).

Die Form des Sternums, in seiner Funktion Ursprung der wichtigsten flügelbewegenden Muskeln, wird durch drei verschiedene Indices ausgedrückt:

- Index aus maximaler vorderer und maximaler hinterer Breite
- Index aus mittlerer Sternumbreite und max. Sternumlänge
- Index aus maximaler Kielhöhe und mittlerer Sternumbreite

Das Sternum der Aythyini, Somaterini und Mergini zeigt seine maximale Breite beim caudalen Ende (Index = 0,83). In den übrigen Tribus unterscheiden sich vordere und hintere Breiten nicht (Index ~ 1). Der aus mittlerer Sternumbreite und Sternumlänge

gebildete Index ergibt für *Anseranas*, *Dendrocygna*, *Tachyeres* und *Anas* Werte zwischen 0,45 und 0,55. *Aythya*, *Somateria* und die *Mergini* zeigen als Ausdruck des relativ breiten Sternums Werte zwischen 0,59 und 0,65. Die Höhe des Sternums wird hauptsächlich durch die Kielhöhe bestimmt. Der Kiel ist bei *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* deutlich weniger prominent (Index = 0,46) als bei den übrigen Arten (Index = 0,63)

Beim Singschwan *Cygnus cygnus* ist der Kiel zu einem Hohlraum verbreitert. In dessen Innerem birgt sich eine Trachealschleife. Das Sternum dient als Resonanzkörper zur Schallverstärkung.

Bei der fluglosen Dampfschiffente, *Tachyeres*, ist der Sternumkiel nur noch rudimentär ausgebildet (Index = 0,19)

3.2.2. Flügelskelett: Tab. 4

Das Flügelskelett setzt sich im Armabschnitt aus Humerus, Radius und Ulna zusammen. Die Hand, über *Os carpi ulnare* und *Os carpi radiale* mit dem Arm verbunden, wird durch die zum *Carpometacarpus* verschmolzenen *Os metacarpale alulare*, *majus* und *minus* mit anschließend freien *Digit*i geformt. Der *Digitus alularis* besteht aus zwei, der *Digitus major* aus drei Phalangen, der *Digitus minor* aus einer einzigen, kurzen Phalanx.

Die Humeruslänge, als Prozentwert des summierten Flügelskelettes ausgedrückt, variiert interspezifisch zwischen 32 % und 36 %, der Unterarm zwischen 29 % und 37 % und die Handskelettlänge zwischen 28 % und 38 %.

Aus dem prozentualen Vergleich der Ober- und Unterarmlängen ergeben sich drei Klassen:

- Oberarm und Unterarm sind gleichlang: *Anseranas*, *Anserini*, *Tadorna*
- der Unterarm ist länger (3 - 7 %) als der Oberarm: *Dendrocygna*
- der Unterarm ist kürzer (2 - 5 %) als der Oberarm: *Tachyeres*, *Cairinini*, *Anas*, *Aythya*, *Somateria*, *Mergini*.

Der prozentuale Anteil des Handflügelskelettes am Flügelskelett (=relative Handflügelskelettlänge) variiert bei *Anseranas*,

Dendrocygna und Cygnus zwischen 28 % und 32 %, bei den übrigen Arten zwischen 33 % und 38 %. Er ist nur teilweise von der relativen Handlänge beeinflusst. Eine Gegenüberstellung ergibt folgende Gruppierung:

- Arten mit relativ kurzem Handflügel und relativ kurzem Handflügelskelett: Dendrocygna, Cygnus.
- Arten mit relativ kurzem Handflügel und relativ langem Handflügelskelett: Anser anser, Aythya, Melanitta nigra.
- Arten mit relativ langem Handflügel und relativ langem Handflügelskelett: Anser brachyrhynchus, Branta, Anas, Somateria, Bucephala, Mergus.

Der Skelettanteil an der Länge des Handflügels variiert ohne erkennbares Muster zwischen 34 % und 42 %.

Im interspezifischen Vergleich der Komposition des Handskelettes nimmt der Carpometacarpus an der Summe von Carpometacarpus und Digitus major zwischen 55 % und 60 % ein, die erste Phalanx 22 % bis 26 %, die zweite Phalanx 16 % bis 21 % und die dritte Phalanx 4 % bis 7 %.

Im prozentualen Anteil des Digitus alularis an der Alula spuria zeigen Dendrocygna, Cygnus olor und Branta niedrige (19 %), Somateria und Melanitta hohe Werte (27 % - 28 %).

3.3. Flügeldimensionierung

3.3.1. Flügelfläche und Flächenbelastung

3.3.1.1. Intraspezifischer Vergleich: Tab. 5

Die vermessenen Reiherentenweibchen Aythya fuligula haben sich während dem Nahrungstauchen gleichzeitig in einem Fischernetz verfangen und sind ertrunken. Alle Individuen zeigen viel in der Subcutis eingelagertes Fett und weisen einen ähnlichen Ernährungszustand auf. Schwerere Tiere besitzen grössere Flügelflächen, und folglich bleibt die Flächenbelastung innerhalb enger Grenzen ($1,8 - 2,0 \text{ g/cm}^2$).

Viele der Über verschiedene Jahreszeiten an der Nordostküste Schottlands tot aufgefundenen Eiderentenmännchen sind verhungert und somit stark untergewichtig. Der Gewichtsvergleich zeigt eine Abnahme vom schwersten zum leichtesten Individuum um annähernd 50 %. Die Flügelfläche variiert unabhängig vom Gewicht um weniger als 4 %. Die Reduktion der Flächenbelastung ($2,2 - 1,2 \text{ g/cm}^2$) um rund 45 % ist somit hauptsächlich durch den Gewichtsverlust bedingt.

3.3.1.2. Interspezifischer Vergleich

In Tabelle 6 wird die absolute Flügelänge radiziert und der erhaltene Wurzelwert über die Gewichtslängentransformation interspezifisch vergleichbar gemacht:

Dendrocygna, *Tadorna* und die *Anserini* kennzeichnen sich durch hohe relative Flügelflächen mit Werten zwischen 3,3 und 3,7, die *Cairinini* und *Anas* durch mittlere Werte zwischen 2,8 und 3,0. Die tauchenden Arten *Aythya*, *Somateria*, *Melanitta*, *Bucephala* und *Mergus* sind mit niedrigen Werten zwischen 2,4 und 2,6 deutlich von den tauchenden Arten abgesetzt.

Da die Flächenbelastung intraspezifisch vorwiegend mit dem Körpergewicht variiert, ist es in Fällen stark Über- oder untergewichtiger Individuen angezeigt, für den interspezifischen Vergleich kleinerer Individuenzahlen mittlere Gewichtswerte aus der Literatur anzuwenden. Um die Flächenbelastung zu errechnen, werden diese Werte durch die absolute, wenig variierende Flügelfläche dividiert.

Wie die *Anserini* zeigen, nimmt die Flächenbelastung trotz ähnlicher relativer Flügelflächen interspezifisch mit wachsender Körpergröße zu.

Dendrocygna, *Tadorna ferruginea* und *Nettapus* weisen niedrigste Werte auf, gerundet zwischen 0,7 und 0,8 g/cm^2 , *Anser*, *Branta*, *Tadorna tadorna*, *Aix*, *Anas* und *Mergus* mittlere Werte zwischen 0,9 und 1,3 g/cm^2 , *Cygnus*, *Aythya*, *Somateria*, *Melanitta* und *Bucephala* hohe Werte zwischen 1,5 und 2,1 g/cm^2 .

3.3.2. Flügelproportionierung

Ueber die relative Flügelänge (Tab. 7), dargestellt durch den Index aus absoluter Flügelänge und Gewichtslänge (Rensch 1948), gruppieren sich die Arten in drei Klassen:

- Species mit relativ langen Flügeln (Indices 45 - 51):
Dendrocygna autumnalis, *Anserini*, *Tadorna* und *Anas penelope*
- Species mit Flügeln mittlerer relativer Längen (Indices 40 - 45): *Dendrocygna bicolor* und *arcuata*, *Aix*, *Anas crecca*, *Anas platyrhynchos*, *Anas superciliosa*, *Anas clypeata*, *Melanitta*.
- Species mit relativ kurzen Flügeln (Indices 34 - 39):
Nettapus, *Aythya*, *Somateria*, *Bucephala*, *Mergus*.

Die relative Handlänge ergibt sich, indem die gemessene Handlänge in Beziehung zur gemessenen Flügelänge gesetzt wird. Sie variiert intraspezifisch in engen Grenzen (*Aythya fuligula* 2 %, *Somateria mollissima* 2 %) und lässt sich somit für den interspezifischen Vergleich des Handanteils am Gesamtflügel verwenden:

Innerhalb aller drei gebildeten relativen Flügelängenklassen nimmt die Hand unterschiedliche Prozentwerte der totalen Flügelänge ein. Sie ist bei *Dendrocygna arcuata* und *autumnalis*, *Cygnus* und *Melanitta* kurz (53 - 57 %). *Anser anser* und *Aythya* zeigen mittlere prozentuale Längen (59 - 60 %). Bei *Anser brachyrhynchos*, *Branta*, *Anas platyrhynchos*, *Anas superciliosa* und *Somateria* nimmt der Handanteil am Gesamtflügel weiter zu (62 - 64 %) und erreicht bei *Tadorna*, *Aix*, *Nettapus*, *Anas penelope*, *Anas crecca*, *Anas clypeata*, *Bucephala* und *Mergus* Höchstwerte (65 - 68 %).

Die relativ breitesten Flügel finden sich bei den Baumenten (*Dendrocygna*) und den obligat (*Aix*, *Nettapus*) oder fakultativ (*Tadorna ferruginea*, *Anas superciliosa*) in Baumhöhlen brütenden Arten. Die in Baumhöhlen brütenden Meeresenten *Bucephala clangula* und *Mergus albellus* sind, entsprechend den anderen Meeresenten eher schmalflügelig.

Die Länge der *Alula spuria*, prozentual zur absoluten Handlänge betrachtet, variiert intraspezifisch wenig (*Aythya fuligula* und

Somateria mollissima 2 %). Die Alula ist einzig bei den Baumenten *Dendrocygna* von deutlich grösserer relativer Länge (39 - 41 %) als bei den übrigen Anatidae (29 - 36 %).

Innerhalb eines Genus (z.B. *Anas*) nimmt die relative Handlänge mit abnehmender Körpergrösse zu. Dieses Phänomen ist ein Oberflächen-Volumen-Effekt: Die Oberfläche kleinerer Vögel ist in Relation zum Volumen vergleichsweise grösser als bei schwereren Tieren der selben Gattung. Da der Luftwiderstand an der Oberfläche angreift, benötigen kleine Arten einen vergrösserten Vortrieb und damit eine längere Hand.

Wie aus der Untersuchung hervorgeht, wird die Handlänge durch mehrere Faktoren in komplexer, aber biologisch gut interpretierbarer Weise beeinflusst. Verallgemeinerungen der Art, dass gute Taucher eine kurze Hand hätten (Hörschelmann 1971), stellen eine Vereinfachung dar.

Die *Alula spuria* wirkt im Anstellwinkelbereich des Flügels zwischen 30° und 50° (Start - und Landungsphase) als Hochauftriebserzeuger (Nachtigall 1971) und verschiebt den durch Turbulenz bedingten Ablösungspunkt der Strömung caudalwärts. Gebüschbewohnende Vögel fliegen oft langsam und mit grossen Anstellwinkeln (Gladkow 1937). Sie sollten folglich lange Alulae besitzen. Eine bereits abgelöste Strömung legt sich nach Abspreizung der Alula wieder wirbelfrei dem Flügel an (Stolpe und Zimmer 1938).

Eine lange Alula ist somit bei abgerundeten und selbst an der Spitze breiten Flügeln vorteilhaft. Auffallend lang ist sie tatsächlich bei den dieser Form entsprechenden Flügeln der Baumenten *Dendrocygna*. Innerhalb der Gattung *Anas* zeigt *Anas penelope* besonders schmale und zugespitzte Flügel. Erwartungsgemäss erweist sich die Alula als kurz.

3.4. Flügelbewegung

3 4.1. Normalflug

Für die vergleichende Betrachtung wird der unbeschleunigte Horizontalflug als Normalflug bezeichnet. Die quantitativen Amplitudenwerte dieser Beschreibung beziehen sich auf Messungen an *Cygnus cygnus* und *Cygnus olor* im Einzelflug unter windstillen Bedingungen. Auf Grund der Bewegungsautonomie von Arm und Hand im unteren Umkehrpunkt der Bewegung kann der Schlagzyklus nicht einfach in Flügelaufschlag und Flügelabschlag unterteilt werden. In einem feineren Muster werden vielmehr vier distinktive Bewegungsphasen deutlich (Abb.14, und 16 bis 19):

- I Die erste Phase beginnt im oberen Umkehrpunkt der Schlagamplitude mit maximal ausgestrecktem, 40° über die Horizontale erhobenem Flügel. Die Bewegung führt Arm und Hand als funktionelle Einheit abwärts und gleichzeitig wenig cranialwärts. Der Arm kommt, kurz vor der zeitlichen Zyklusmitte, 15° unterhalb der Horizontalen zum Stillstand.
- II Die funktionelle Einheit von Arm und Hand wird durch den Armstillstand und die gleichzeitig zunehmende Handabwinkelung aufgegeben.
- III Die dritte Phase wird durch die Aufwärtsbewegung des Armes eingeleitet. Die Hand wird unter gleichzeitig caudalwärtiger Rückbewegung maximal 60° aus der Horizontalen abgewinkelt. Das Handgelenk bewegt sich infolge der hebenden Armbewegung während dieser Phase aufwärts.
- IV In der zeitlichen Mitte der letzten Phase kommt der Arm im oberen Umkehrpunkt 38° über der horizontalen zum Stillstand und verharrt in Ruhe, bis die Hand, nun mit grosser Geschwindigkeit, in dieselbe Winkellage zurückgeführt ist. Aus dieser Position heraus wird mit maximal ausgestrecktem Flügel der folgende Abschlag eingeleitet.

Die Hand ist in der ersten, zweiten und dritten Phase distalwärts zunehmend proniert, in der ersten Hälfte der vierten Phase deutlich supiniert und am Zyklusende für den folgenden Abschlag wieder proniert. Der Anstellwinkel des Armes liegt in allen Phasen im Supinationsbereich und nimmt von proximal nach distal ab. Die Handschwingen verbleiben über die gesamte Ampli-

tude in Spreizstellung. Die Federenden sind in der ersten Phase aufgebogen.

Im Formationsflug ist die Schlagamplitude bis gegen 20° kleiner als im Einzelflug.

Die vier Phasen stehen zueinander im zeitlichen Verhältnis von 6 : 2 : 2 : 5.

3.4.2. Start

Der Start vom Boden oder aus dem Wasser verunmöglicht ein vollständiges Durchschlagen der Flügel. Wie aus Abb. 15 hervorgeht, liegt der untere Umkehrpunkt des Armes etwas tiefer als im Normalflug bei einer Auslenkung von $- 22^{\circ}$ aus der Horizontalen. Er verharrt jedoch während des weiteren Handabschlages nicht in dieser Position, sondern bewegt sich sofort wieder aufwärts. Dadurch wird eine starke Handabwinkelung möglich, ohne dass die Flügelspitzen den Grund berühren. Die Auslenkung der Hand aus der Horizontalen ist um 7° grösser und die maximale Abknickung der Hand im Handgelenk mit 85° viel ausgeprägter als im Normalflug ($60^{\circ} - 65^{\circ}$). Im oberen Umkehrpunkt holt der Flügel kräftiger aus. Der Abschlag wird aus einer Flügelstellung von $50 - 55^{\circ}$ über der Horizontalen eingeleitet. Dies entspricht rund 15° mehr als im Normalflug.

3.4.3. Interspezifischer Vergleich Tab. 8

3.4.2.1. Normalflug

Interspezifisch werden einzeln fliegende Vögel im Horizontalflug unter windstillen Bedingungen miteinander verglichen. Sie zeigen speziestypisch unterschiedliche Schlagamplituden und Maximalauslenkungen der Flügel:

Der obere Umkehrpunkt des Flügels liegt bei *Cygnus* $35^{\circ} - 40^{\circ}$, bei *Anser*, *Tadorna* und *Anas* $28^{\circ} - 36^{\circ}$, bei *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* $43^{\circ} - 47^{\circ}$ über der Horizontalen.

Im unteren Umkehrpunkt wird der Arm bei *Cygnus* 13° , bei *Anser*, *Tadorna* und *Anas* $17^{\circ} - 21^{\circ}$ und bei *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* $22^{\circ} - 26^{\circ}$ aus der Horizontalen ausgelenkt. Die Hand

wird in der zweiten und dritten Schlagphase bei *Cygnus* um 54° - 58° , bei *Anser*, *Tadorna* und *Anas* um 55° - 65° und bei *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* um 65° - 77° von der Horizontalen abgewinkelt.

Für *Cygnus* resultieren Schlagamplituden des Armes von 50° , für *Anser*, *Tadorna* und *Anas* um 55° und für *Aythya*, *Somateria* und die *Mergini* zwischen 65° und 73° .

3.4.2.2. Start

Der interspezifische Vergleich der Flügelbewegung in der Startphase zeigt einen Hauptunterschied im oberen Umkehrpunkt:

Die Ruhestellung des Flügels vor dem folgenden Abschlag liegt bei Schwänen maximal um 55° , bei allen anderen Arten um bis gegen 85° über der Horizontalen.

Die Maximalamplituden des Flügelschlages der Schwäne betragen somit rund 70° , diejenigen der anderen Gänse- und Entenvögel 100° und mehr.

3.5. Flügelschlagfrequenzen

3.5.1. Normalflug

Tabelle 9 gibt eine Darstellung der kinematographisch aufgezeichneten und im Einzelbild ausgewerteten Flügelschlagfrequenzen verschiedener Anatidae. Die Schlagfrequenzen im unbeschleunigten Horizontalflug sind mit der Flügellänge korreliert ($r = 0,98$; $p < 0,001$). Das Körpergewicht dagegen scheint die Schlagfrequenz nicht oder nur unbedeutend zu beeinflussen: Elf teilweise individuell beringte Eiderentenmännchen mit Gewichten zwischen 1,6 kg und 2,5 kg wurden nach der Gewichtsnahme wiederholt im Streckenflug gefilmt. Körpergewichte und Schlagfrequenzen zeigen keine Korrelation.

Schwäne schlagen die Flügel erwartungsgemäss am langsamsten ($f = 3,3 - 3,7/s$). Die intraspezifische Flügellängenvariation von *Cygnus cygnus* und *Cygnus olor* unterscheidet sich kaum von der interspezifischen Flügellängenvariation beider Arten. Entsprechend weichen die mittleren Schlagfrequenzen der beiden Arten nicht voneinander ab.

Die höchsten Frequenzen werden bei den kurzflügeligen Schellenten (*Bucephala clangula*) und Krickenten (*Anas crecca*) gemessen ($f = 9/s$ und $9,4/s$). Der Vergleich der beiden Arten zeigt unabhängig vom krassen Gewichtsunterschied bei ähnlichen Flügellängen ähnliche Schlagfrequenzen.

3.5.2. Start

Zum Starten erhöhen alle untersuchten Arten die normale Schlagfrequenz um 10 % - 20 %. Die Frequenzerhöhung zeigt sich bei Schwänen besonders deutlich beim Start unter windstillen Bedingungen und ist weniger ausgeprägt beim Start gegen den Wind. Alle Arten erreichen ihre Normalfrequenz innerhalb weniger Sekunden nach dem Start.

4. Diskussion

4.1. Flugmuskulatur

4.1.1. Quantitative Merkmale

Eiderenten (*somateria mollissima*) zeigen bei Körpergewichten über 2000g eine ansehnliche Schicht subcutanen Fettes auf der ventralen Körperseite. Bei abgemagerten Individuen unter 1800g ist dieses Fett grösstenteils abgebaut. Die Gewichtsabnahme bis zu einem Grenzwert von 1800g resultiert somit aus der Metabolisierung dieses subcutanen Fettgewebes. Erst unterhalb dieses Wertes wird auch das Gewicht des Pectoralmuskels reduziert. Das Gewicht des *M.supracoracoideus* fällt viel flacher ab. Der Vergleich zeigt im allgemeinen, dass die Abnahme des Körpergewichtes verschiedene Muskeln in unterschiedlichem Masse affektiert. Damit wird der Aussagewert quantitativer Muskelwerte stark eingeschränkt und bei Betrachtung kleiner Individuenzahlen ohne arttypische und muskelspezifische Gewichtsreduktionskurven sogar nutzlos.

Bei Schwänen (*Cygnus*) wurde die schwache Ausprägung des *M. supracoracoideus* und seine geringe Ausdehnung über das Sternum mit deren eher mühevoll wirkendem Start in Zusammenhang gebracht (Woelfenden 1961), für andere Vogelgruppen generalisiert (Fisher 1945) und mit beschränkten Flugfähigkeiten assoziiert. Nach der vorliegenden Untersuchung ist der relativ schwach aussehende Muskel der Schwäne vor allem ein Resultat kurzer Muskelfasern: Die Fasern des *M.supracoracoideus* der Schwäne sind vergleichsweise nur doppelt so lang wie bei den viel kleineren Arten der Gattung *Anas* und *Aythya*. Diese relative Kurzfaserigkeit der Schwäne steht im Zusammenhang mit der viel kleineren Humerusamplitude beim Start. Die kurzen Fasern führen zur Ausbildung eines weniger ausgeprägten Muskels. Die Muskelkraft wird aber vorwiegend durch den physiologischen Querschnitt des Muskels bestimmt und muss nicht notwendigerweise reduziert sein.

Der nicht besonders elegant wirkende Start der Schwäne folgt aus der allgemeinen Oberflächen-Volumen-Beziehung, die schwache Ausprägung des *M. supracoracoideus* ist ein Resultat kleinerer Maximalamplituden und kürzerer Muskelfasern.

Zusammen mit der relativ niedrigen Schlagfrequenz der Schwäne ergibt sich für die Muskelfasern eine geringere Verkürzungsgeschwindigkeit. Nach Goldspink (1977) sind kleine Verkürzungsgeschwindigkeiten mit geringerem Energieverbrauch und höherer Effizienz verbunden.

4.1.2. Mehrteilige Muskelzusammensetzung

Einige Handmuskeln (*M. extensor metacarpi radialis*, *Flexor carpi ulnaris*) sind aus zwei Partes zusammengesetzt. Nair (1954) findet eine zweiteilige Komposition des *M. extensor metacarpi radialis* wohl bei *Milvus migrans*, nicht aber bei *Psittacula crameri*. Da *Milvus migrans* sich vorwiegend segelnd, *Psittacula crameri* dagegen durch Schlagflug fortbewegt, deutet Nair die zweiteilige Zusammensetzung des Muskels als Möglichkeit segeln-der Vögel, bei Ermüdung der einen Pars die andere zu aktivieren. Die zwei Partes finden sich, wie aus der vorliegenden Untersuchung hervorgeht, auch bei den schlagfliegenden Anatiden. Ihre Ausbildung ist also entgegen der Ansicht Nair's nicht vom Flügeltypus abhängig. Sie hat einen anderen Grund:

Abbildung 3 zeigt die Hebelarmlängen (r) des *M. extensor metacarpi radialis* über den Extensionsbereich zwischen 20° und 160° vermessen als Änderung (b) der Sehnenposition in 20° -Schritten und kalkuliert aus $r = b / \arcsin 20^\circ$. Durch Wanderung des Drehpunktes im Handgelenk wird im Bereiche zwischen 80° und 140° der Hebelarm des Muskels vergrößert. Im Extensionsbereich zwischen 10° und 70° ist der Hebelarm relativ kurz und erfordert somit für die Handbewegung die Kraft des langfaserigen *Caput ventrale* und des kurzfaserigen *Caput dorsale*. Zwischen 80° und 140° fällt das *Caput dorsale* infolge seiner kurzen Fasern zur Kraftentwicklung aus. Das langfaserige *Caput ventrale* ist zur weiteren Kontraktion fähig. Der Ausfall des *Caput dorsale* wird durch die Hebelarmverlängerung kompensiert.

4.1.3. Qualitative Muskelmerkmale

Die Flügel der Anatidae sind aufgrund des relativ hohen Körpergewichtes stark flächenbelastet. Diese Eigenschaft bestimmt den Flugtypus: Anatidae sind Schlagflieger ohne Möglichkeit zum Segeln. Ihr Flug stellt hohe Anforderungen an die Struktur der Flugmuskulatur und lässt insofern für morphologische Variationen wenig Spielraum.

Die Anatidae stellen zudem eine monophyletische Gruppe dar (Delacour 1954, Johnsgard 1975). Diese beiden Fakten erklären die geringe Radiation qualitativer Merkmale der Flugmuskulatur innerhalb der Anatidae.

Tatsächlich beobachtete qualitative Unterschiede der Flugmuskulatur sind für systematische Zwecke vorerst ohne Wert, da sie auf Grund der nicht erkennbaren Unterschiede im uniform wirkenden Flugverhalten als Basis für systematische Ueberlegungen weder funktionell erklärt noch auf Konvergenz geprüft werden können.

4.2. Skelettproportionierung

4.2.1. Schultergürtelskelett

Eine ideale Körperform erzeugt einen geringen Widerstand in der Flugrichtung (Stirnwiderstand) und ermöglicht gleichzeitig eine hohe Flugstabilität. Dieser Stirnwiderstand wird, da er u.a. proportional zur angeströmten Fläche zunimmt, durch die flächenmaximierende Kreisform minimalisiert. Die Flugstabilität andererseits wird durch einen tief liegenden Schwerpunkt erhöht.

Da der Widerstand zudem auch proportional mit der Mediumsdichte zunimmt, zeigen tauchende Arten eine, von vorne gesehen, runde Körperform. Das Sternum ist breit, der Kiel kurz. Der Wasserwiderstand ist dadurch verringert. Die vergleichsweise höhere Schwerpunktslage beeinträchtigt allerdings die Flugstabilität.

Nichttauchende Arten zeigen eine in der Körperlängsrichtung zur vertikalen hin komprimierte Form. Das Sternum ist schmal und langkielig. Die erwirkte tiefere Schwerpunktslage erzeugt eine grössere Flugstabilität.

4.2.2. Flügelskelett

Der Vergleich der Flügelproportionierung mit der Flügelskelettproportionierung zeigt, dass die Federn die adaptivere Struktur darstellen als die Knochen. Das Flügelskelett bleibt verhältnismässig konservativ. Die Federn werden modifiziert und verleihen dem Flügel die habitatsangepasste Form.

Die geringste interspezifische Längenvariation ergibt sich für den Humerus, eine mittlere für den Unterarm. Am deutlichsten ist sie im Handskelett ausgeprägt. Oberarm und Unterarm sind bei den evolutiv älteren Formen (Johnsgard 1978, Delacour 1954) von gleicher Länge. Die langsam fliegenden (Johnsgard 1978) Baumenten *Dendrocygna* zeigen einen relativ längeren Unterarm. Interessanterweise ist der Humerus bei *Tachyeres*, den *Cairinini*, *Anas*, *Aythya*, *Somateria* und den *Mergini* unabhängig vom Habitat oder der Ernährungsweise länger als der Unterarm. Das im Verhältnis zum Flügelskelett kurze Handflügelskelett von *Dendrocygna*, *Anseranas* und *Cygnus* ist Ausdruck konservativen Skelettverhaltens. Diese Deutung wird durch das adaptations-unabhängige, relativ längere Handflügelskelett aller anderen vermessenen Arten gestützt.

Ebensowenig kann die Relation Handflügellänge-Handskelettlänge funktionell interpretiert werden. *Aythya* und *Melanitta* halten die Flügel während dem Tauchen dem Körper angeschlossen. Der prozentuale Skelettanteil der Hand unterscheidet sich nicht von demjenigen bei der Eiderente (*Somateria mollissima*), bei der sich eine knochige Verstärkung der Hand für das Flügeltauchen als vorteilhaft erweisen würde. So zeigt sich für die *Alula spuria* ein Zusammenhang zwischen Alulalänge und Aluloskelettlänge:

Bucephala und *Mergus* halten beim Tauchen die Alula dem Flügel

angeschlossen. Das Alulask skelett beträgt 24% der Alulalänge. Somateria und Melanitta spreizen die Alula beim Tauchen um 30° ab. Dem höheren Wasserdruck entsprechend ist der Digitus alularis im Verhältnis zur Alula verlängert. Er nimmt 28% der Alulalänge ein.

Die konstanten Längenverhältnisse der das Handskelett bildenden Elemente können als Ausdruck der interspezifisch ähnlichen Feinmotorik der Hand gedeutet werden.

4.3. Flügeldimensionierung

4.3.1. Flügelfläche und Flächenbelastung

Der Flügel gibt dem Vogel u.a. während des Fluges den notwendigen Auftrieb. Nach physikalischem Gesetz wächst der Auftrieb im Quadrat mit der Fluggeschwindigkeit an. Hohe Flächenbelastungswerte erfordern somit bei vergleichbarer Flügelhaltung höhere Geschwindigkeiten, reduzieren die Gewandtheit und Agilität des Fluges, bewirken steilere Gleitwinkel und beeinflussen dadurch die Habitatswahl einer Art.

Als konvergente Erscheinung zeigen Arten, die periodisch oder permanent an Waldvegetation gebunden sind relativ geringe Flächenbelastungen. Dies trifft im speziellen für Dendrocygna, Nettapus und gar der in Baumhöhlen brütenden Rostgans Tadorna ferruginea zu. Innerhalb der Mergini gilt es selbst für die Baumhöhlenbrüter Bucephala clangula und Mergus albellus.

Die hohen Flächenbelastungswerte der nahrungstauchenden Arten (Aythya, Somateria, Melanitta, Bucephala) einerseits und der Schwäne (Cygnus) andererseits, haben zwei verschiedene Ursachen:

Die adaptive Flügelverkleinerung (Flächenwurzel/Gewichtswurzel $\sim 2,5$) führt bei den nahrungstauchenden Arten (Aythya, Somateria, Melanitta, Bucephala) zu hohen Flächenbelastungswerten.

Die relative Flügelfläche von Cygnus entspricht derjenigen von Dendrocygna, Anser und Tadorna (Flächenwurzel/Gewichtswurzel $\sim 3,5$). Der hohe Flächenbelastungswert der Schwäne ist durch Zunahme des Volumens in der dritten, der Fläche aber nur in der zweiten Potenz bedingt.

Unterschiedliche Werte innerhalb der Gattungen (z.B. *Anas*) stellen, wie der Vergleich zeigt, keinen Oberflächen-Volumen-Effekt dar. Sie repräsentieren Beziehungen zu Habitatsstrukturen und Lebensgewohnheiten. Im weiteren entsprechen Werte zwischen 0,7 und 1,3 g/cm² (*Dendrocygna*, *Anser*, *Branta*, *Tadorna*, *Aix*, *Nettapus*, *Anas*) der Fähigkeit zu einem direkten Start von der Wasseroberfläche. Höhere Werte zwischen 1,4 und 2,0 g/cm² sind typisch für die Schwäne (*Cygnus*) und die nahrungstauchenden Enten (*Aythya*, *Somateria*, *Melanitta*, *Bucephala*). Sie sind mit einem langen Anlauf von der Wasseroberfläche verbunden. Der Start gelingt diesen Arten bei günstigem Gegenwind leichter und verkürzt den rennenden Anlauf erheblich. *Mergus albellus* zeigt einen im Vergleich zu den übrigen Nahrungstauchern niedrigeren Wert an und ist entsprechend in der Lage, ohne anzulaufen mit einem Sprung aus dem Wasser aufzufliegen.

4.3.2. Flügelproportionierung

Im allgemeinen zeigen die linearen Flügelproportionen einen deutlichen Habitatsbezug oder lassen sich mit der Ernährungsweise in Zusammenhang bringen:

Kürzere Flügel erzeugen unter Wasser geringeren Auftrieb und verbessern dadurch die Taucheigenschaften des Vogels. Relative Flügelverkürzung findet sich in konvergenter Entwicklung innerhalb der Gattung *Dendrocygna* bei den tauchenden Arten (*Dendrocygna arcuata* und *bicolor*), bei *Aythya* und den Mergini.

Die Flügelbreite steht u.a. in Zusammenhang mit der Flugeschwindigkeit. Die als langsame Flieger (Johnsdard 1978) beschriebenen Baumenten (*Dendrocygna*) zeigen entsprechend breite Flügel. Konvergent findet sich dieses Merkmal bei den in dichter Baumvegetation lebenden Glanzenten *Aix* und *Nettapus*. Die Luftströmung auf der Flügeloberseite reisst in Abhängigkeit von der Flügelbreite und der Flugeschwindigkeit durch Turbulenzbildung ab (Nachtigall 1975). Die schmalen Flügel der in Baumhöhlen brütenden Meeresenten *Bucephala clangula* und *Mergus albellus* weisen auf grössere Flugeschwindigkeiten hin. In Ueber-

einstimmung damit bevorzugen beide Arten zum Brüten locker bestandenem Wald oder Einzelbäume.

Die Länge der Hand wird durch zwei gegensätzlich wirkende Faktoren beeinflusst: Einerseits verlangt effizientes Nahrungstauschen eine verkürzte, den Auftrieb vermindern und die Aquodynamik des Körpers begünstigende Hand. Andererseits ist die Hand durch ihre Beweglichkeit und die weite Entfernung vom Körperschwerpunkt ein wirksames Steuerorgan. Eine lange Hand hat hohe Agilität zur Folge und ist somit für Baumvegetation bevorzugende Entenarten vorteilhaft.

In neueren Arbeiten wird die Hand mehrheitlich eine Hauptfunktion als Vortriebserzeuger zugeordnet. Die Flügel der klassischen Baumenten *Dendrocygna* sind wenig flächenbelastet. Der notwendige Auftrieb wird schon bei kleinen Fluggeschwindigkeiten erreicht. Der Vortriebsbedarf ist entsprechend gering, der Handflügel somit relativ kurz. Zudem handelt es sich für *Dendrocygna arcuata* und *bicolor* um einen zu *Aythya* und *Melanitta* konvergenten Ausdruck ihrer Tauchfähigkeit.

Höhere Flächenbelastungen der Arten *Tadorna ferruginea*, *Aix*, *Bucephala* und *Mergus* erfordern zur Auftriebserzeugung grössere Fluggeschwindigkeiten. Die Flügel sind entsprechend schmaler. Die relativ längere Hand dieser Arten erzeugt stärkeren Vortrieb und erhöht zudem die Flugagilität im baumbestandenen Brutbiotop.

Innerhalb der Mergini repräsentiert *Melanitta nigra* bezüglich der Flügelproportionierung den klassischen Gegensatz zu *Bucephala clangula* und *Mergus albellus*: *Melanitta nigra* bevorzugt als Brutbiotop niedere, baumlose Vegetation und findet sich ausserhalb der Brutzeit selbst zum Ruhen und Schlafen auf dem offenen Meer (Bauer und Glutz 1969). Diese Umgebung erfordert keine besondere Flugagilität. Entsprechend ist die Hand kurz (56 % der Flügelänge), analog zu *Aythya*. In der Hierarchie der die Handlänge beeinflussenden Faktoren stehen also Qualitäten des permanent oder periodisch beanspruchten Habitates vor den das Nahrungstauschen begünstigenden Erfordernissen.

4.4. Flügelbewegung

Die Flügelbewegung während des Auf- und des Abschlages hat zu einer Reihe historischer Argumente über deren funktionelle Bedeutung als Auftriebs- und Vortriebserzeuger geführt:

Nach verschiedenen Autoren (Demoll 1930, Stolpe und Zimmer 1939, Storer 1948) gliedert sich der Flügel während des Abschlages in zwei funktionell getrennte Abschnitte: Die Hand wirkt als Propeller, der Arm als Tragfläche. In einer differenzierteren Argumentation (von Holsts 1943, Brown 1951) gebrauchen grosse Vögel während des Abschlages vor allem die Hand zur Auftriebs- und Vortriebserzeugung. Nach Oehme (1965) wirkt der Flügel in dieser Phase funktionell einheitlich als ein Propellerblatt mit distalwärts zunehmender Schubkomponente. Der Auftrieb nimmt gegen die Spitze hin als Folge der sich verjüngenden Flügelform und der distalwärts abnehmenden Kammerung (Hummel und Möllensatdt 1977, Bilo 1971;1972) ellipsenförmig ab (Oehme 1971). Dadurch vermindern sich am Flügelende die Druckunterschiede zwischen Ober- und Unterseite und reduzieren somit die druckausgleichende, den Induzierten Widerstand auslösende Umströmung der Flügelspitze.

Verwirrender sind die Argumente über Art und Funktion des Flügelaufschlages: Marey (1980) vergleicht bei Enten die Aufwärtsbeschleunigung des Körpers beim Auf- und Abschlag. Er findet in beiden Phasen nahezu gleiche Werte. Diese Beobachtung wird durch Oehme (1965) durch Messungen an der Nebelkrähe (*Corvus corone cornix*) bestätigt. Nach Demoll (1930), Brown (1951) und von Holsts (1943) gebrauchen die Vögel während des Aufschlages nur den Arm als Auftriebserzeuger. Lorenz (1933) und Stolpe und Zimmer (1939) sehen in dieser Schlagphase die Hand als bedeutendsten Auftriebsgeber. Brown (1951) nimmt an, dass der Aufschlag rein passiv durch aerodynamische Kräfte erfolge. Die Funktion des flügelhebenden *M. supracoracoideus* würde sich somit auf die Startphase, während der diese aerodynamischen Kräfte zu gering sind um den Flügel zu heben, beschränken. Der passive Aufschlag nach Brown (1951) impliziert ein Absinken des

Körpers während des Flügelaufschlages. Nach Oehme (1965) ist im Normalflug zwischen Auf- und Abschlag keine Höhenschwankung des Körpers bemerkbar. Bilo und Nachtigall (1977) bestätigen die Auftrieb- und Schubwirkung des Aufschlages am Flügel von *Passer domesticus*.

Die gespreizten Handschwingen wirken, wie an segelnden Vogelarten gezeigt (Nachtigall 1975, Oehme 1977), als Hochauftriebs-erzeuger.

Die Schwäne, *Cygnus olor* und *Cygnus cygnus*, bilden kurz nach dem Start eine Flugformation mit synchronisiertem Flügelschlag. In derartigen Verbänden fliegt jeder Vogel in einem durch die vor ihm fliegenden Vögel erzeugten Aufwindfeld (Hummel 1978) und wird somit zu einem gewissen Grade passiv gehoben. Die eigene Fluganstrengung ist dadurch reduziert und ermöglicht die beobachtete Amplitudenverkleinerung im Formationsflug.

Die eigenen Untersuchungen an Zeitlupenfilmen zeigen, dass der Arm in allen Schlagphasen supiniert bleibt und die Handschwingen deutlich gespreizt werden. In der kritischen Aufschlagsphase wird die üblicherweise pronierte Hand in eine kräftige Supinationshaltung gebracht. Da ein Absinken des Körpers während des Aufschlages nicht beobachtet wird, können die Handsupination und die Handschwingenspreizung funktionell als auftriebsverbessernd angesehen werden. Der Aufschlag erfolgt aktiv durch die Kraft der flügelhebenden Muskeln.

Die geringeren Maximalamplituden des Armes beim Start der Schwäne bedingen bei ähnlichen Hebelarmverhältnissen geringere und zudem langsamere Filamentverschiebungen in den flügelbewegenden Muskeln. Abgesehen davon, dass kleinere Verkürzungsgeschwindigkeiten energetisch günstiger sind, führen kleinere Amplituden zur Ausbildung kürzerer Muskelfasern. Da die Kraft des Muskels unabhängig seiner Faserlänge nur von dessen Querschnitt abhängt, kann bei unverminderter Muskelkraft durch Kurzfaserigkeit an sonst nur für die Startphase benötigter Muskelmasse gespart werden. Der notwendige Schub für einen erfolgreichen Start wird mittels der Beinmuskulatur durch kräftiges Anrennen erwirkt.

4.5. Flügelschlagfrequenzen

Die Flügelschlagfrequenzen der meisten Vögel sind unbekannt. In dieser Arbeit wurden die Frequenzen mit konstanter Filmgeschwindigkeit aufgezeichnet und durch Einzelbildbetrachtung ausgezählt. Greenwalt (1960) hat sie kinematographisch für Paradiesvögel (Trochilidae) und Schnell (1965) mittels Doppler-Radar am Fregattvogel (*Fregata spec.*) bestimmt. Andere Autoren messen Frequenzen bis $f=10/\text{sec.}$ von bloßem Auge (!).

Die Schlagfrequenz des Höckerschwans (*Cygnus olor*) ist von Auge gerade zählbar. Sie wird von Herzog (1968) mit $f=2,25/\text{sec.}$ angegeben, beträgt aber nach eigenen Messungen im Mittel $3,4/\text{sec.}$ mit Minimalwerten um $f=3,2/\text{sec.}$. Die Stockente (*Anas platyrhynchos*) schlägt im Normalflug rund 6,8 mal pro Sekunde. Literaturwerte variieren zwischen $f=5/\text{sec.}$ (Bauer und Glutz 1969) und $8,6/\text{sec.}$ (Herzog 1968). Nach Meinertzhagen (1955) bewegt die Eiderente (*Somateria mollissima*) die Flügel mit einer Frequenz von $f=4,9/\text{sec.}$ Eigene Messungen zeigen eine mittlere Frequenz von $6,5/\text{sec.}$. Peterson (1963) beschreibt für die Eiderente als charakteristisches Flugmerkmal einen Wechsel zwischen Schlagphase und Gleitphase. Diese Aussage wird durch die vorliegende Untersuchung widerlegt: Die Eiderente zeichnet sich, wie alle übrigen Anatiden, durch einen kontinuierlichen, nicht unterbrochenen Flügelschlag aus.

Greenwalt (1960) korreliert viele dieser, von den Daten der vorliegenden Untersuchung stark abweichenden Literaturwerte der Schlagfrequenzen mit der sogenannten Ornithologischen Flügellänge. Diese bezeichnet vom Gesamtflügel nur die Hand. Greenwalt betrachtet dies allerdings als irrelevant und nimmt an, dass sich der Vogel im Flug vorwiegend auf den Gebrauch der Hand beschränke. Aus Kapitel 3.4. geht hervor, dass der Flügel der Anatidae zumindest für den Abschlag vollständig durchgestreckt wird. Da zudem der Handanteil am Gesamtflügel interspezifisch zwischen 55 % und 68 % variiert, wird die Ornithologische Flügellänge zur Frequenzkorrelation unbrauchbar.

Andere Autoren (Pennycuick 1972, Rayner 1979) finden eine umgekehrt proportionale Beziehung zwischen Körpergewicht und Flügelschlagfrequenz ($f \propto w^{-1/3}$). Diese Funktion stellt, wie die eigene Untersuchung zeigt, einen Sekundäreffekt dar aus der allgemeinen Proportionalität von Körpergewicht und Körperlänge. Sie trifft aber gerade bei den Anatiden infolge der adaptiven Flügelverkürzungen tauchender Arten nicht zu. Der Vergleich von Krickente (*Anas crecca*) und Schellente (*Bucephala clangula*) oder auch der elf gemessenen Eiderenten (*Somateria mollissima*) zeigt, dass die Schlagfrequenz gewichtsunabhängig von der Flügellänge bestimmt wird.

Für den Start entwickeln die untersuchten Arten zusätzlichen Schub nicht nur durch Vergrößerung der Schlagamplitude, sondern auch durch die Frequenzerhöhung des Flügelschlages.

Der Frequenzerhöhung wird sehrwahrscheinlich aus anatomischen und energetischen Gründen eine obere Grenze gesetzt: Die Frequenzerhöhung vergrößert, im besonderen bei gleichzeitig größerer Amplitude, die Winkelbeschleunigung der bewegten Flügelabschnitte erheblich. Dies wirkt sich in erster Linie auf die verbindenden Gelenke aus, die über einer gewissen Grenze unverhältnismässig durch Ligamente und andere Strukturen verstärkt sein müssten. Dies hätte unter anderem ein höheres Flügelgewicht zur Folge. Auf- und Abschlag erforderten dadurch einen unverhältnismässig vergrößerten Energieaufwand.

5. Zusammenfassung

An 25 Arten der Gänse- und Entenvögel (Anatidae) wurde der Flugapparat morphologisch-anatomisch untersucht, zur funktions-morphologischen Interpretation an 12 Arten die Flügelkinematik aufgezeichnet und als Funktion spezifischer Lebensweisen diskutiert.

1. Der *M. entepicondyloulnaris*, innerhalb der Anatidae zum einzigen Male für *Tadorna ferruginea* erwähnt (Sy 1936), wird von George und Berger (1966) als charakteristischer, nur den Galliformes zukommender Muskel beschrieben. In der vorliegenden Untersuchung wurde der Muskel bei allen 25 betrachteten Arten vorgefunden.
2. Der vergleichsweise schwach wirkende *M. supracoracoideus* der Schwäne ist ein Resultat relativ kurzer Fasern, ihrerseits bedingt durch verhältnismässig kleinere Humerusamplituden. Die Muskelkraft ist nicht notwendigerweise reduziert.
3. Einige Handextensoren sind zweiteilig zusammengesetzt, bestehend aus einer kurzfasrigen und einer langfasrigen Pars. Die Ausbildung zweier Partes wird funktionell durch die Hebelarmänderung über den Extensionsbereich der Hand erklärt.
4. Die qualitativen Eigenschaften der Flugmuskulatur sind innerhalb der Anatidae weitgehend uniform. Diese Feststellung wird auf den beobachteten, einheitlichen Flügelschlagtypus zurückgeführt, resultierend aus der relativ hohen Flächenbelastung. Kleinere interspezifische Unterschiede können nicht funktionell erklärt und Übereinstimmungen somit auch nicht auf Konvergenz geprüft werden. Dadurch reduziert sich deren Wert für systematische Betrachtungen.
5. Quantitative Eigenschaften der Flugmuskulatur sind vorwiegend vom Ernährungszustand des Tieres abhängig. Verschiedene Muskeln werden durch die Gewichtsabnahme in unterschiedlichem Masse affektiert und können somit intraspezifisch nicht miteinander verglichen werden.

Quantitative Werte variieren intraspezifisch im Masse der interspezifischen Variabilität. Dadurch werden sie für funktionelle Deutungen unbrauchbar.

6. Die Proportionierung von Oberarm- und Unterarmskelett variiert innerhalb taxonomischer Gruppen und kann teilweise funktionell erklärt werden.
Bezüglich der evolutiven Adaptivität verhält sich das Flügel-skelett relativ konservativ, die Federn progressiv. Sie wirken nachhaltiger auf die Flügelform als das Skelett.
7. Sternumbreite und Kielhöhe stellen einen Kompromiss dar zwischen optimaler Flugstabilität und minimaler Widerstandserzeugung. Das Sternum der nicht-tauchenden Arten ist auf optimale Flugstabilität, dasjenige der tauchenden Arten auf minimale Widerstandserzeugung ausgerichtet.
8. Die relative Flügelfläche tauchender Arten ist gegenüber derjenigen der nicht tauchenden Arten reduziert. Dies führt bei den tauchenden Enten zu hohen Flächenbelastungswerten.
Das Mass der Flächenbelastung bestimmt die Leichtigkeit des Starts: Werte unter $1,3 \text{ g/cm}^2$ erlauben einen direkten Start (Dendrocygna, Anser, Branta, Tadorna, Aix, Nettapus, Anas, Mergus albellus). Werte über $1,4 \text{ g/cm}^2$ bedingen einen rennenden Anlauf vor dem Abheben (Cygnus, Aythya, Somateria, Melanitta, Bucephala).
9. Schwäne (Cygnus) zeigen trotz der grossen relativen Flügel-fläche eine hohe Flächenbelastung. Diese stellt, im Gegensatz zu derjenigen tauchender Arten, einen Oberflächen-Volumen-Effekt dar: Das Volumen nimmt in der dritten, die Oberfläche aber nur in der zweiten Potenz zu. Dies führt bei den gross dimensionierten Schwänen zu hohen Flächenbelastungswerten.
10. Der Anteil der Hand am Gesamtflügel variiert intraspezifisch um höchstens 2%, interspezifisch zwischen 53% und 68%. Er kann, zusammen mit der Flügelbreite, primär auf das speziestypische Habitat bezogen werden. Das Nahrungstauchen stellt nicht den primär bestimmenden Faktor dar.
Innerhalb einer Gattung weisen kleinere Arten einen grösseren Handanteil am Gesamtflügel auf. Diese Eigenschaft folgt aus aerodynamischen Gründen aus der Oberflächen-Volumen-Beziehung.
11. Alle untersuchten Arten vollführen im Prinzip ähnliche Flugbewegungen ohne qualitative Unterschiede. An einem Schlagzyklus un-

terscheiden wir vier abgegrenzte Phasen. Diese stehen zueinander im zeitlichen Verhältnis von 6:2:2:5.

Der Arm ist über den gesamten Schlagzyklus supiniert, die Hand in den drei ersten Phasen proniert, in der letzten Phase supiniert.

12. Die Flügelschlagfrequenzen sind gewichtsunabhängig mit der Flügellänge korreliert ($r=0,98; p<0,001$). Die Frequenzen verhalten sich umgekehrt proportional zu den Längen.
Für den Start werden sowohl Schlagamplitude als auch Schlagfrequenz vergrößert.
13. Cygnus zeigt die kleinsten Schlagamplituden, Anser, Tadorna und Anas mittlere, Aythya, Somateria und die Mergini grösste Werte. Die Schlagamplituden werden nicht durch die Flächenbelastung der Flügel beeinflusst.

6. Literatur

- Baumel J.J. 1979: *Nomina Anatomica Avium*.
1. Birds-Anatomy-Terminology
Academic Press, London, New York
- Bauer K.M. und Glutz v. Blotzheim U.N. 1968: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 2 (Anseriformes 1. Teil)
Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. Main
- Bauer K.M. und Glutz v. Blotzheim U.N. 1969: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 3 (Anseriformes 2. Teil)
Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. Main
- Bilo D. 1971: *Flugbiophysik von Kleinvögeln*.
I. Kinematik und Aerodynamik des Flügelabschlages beim Haussperling (*Passer domesticus*).
Z. vergl. Physiol. 71: 382-454
- Bilo D. 1972: *Flugbiophysik von Kleinvögeln*.
II. Kinematik und Aerodynamik des Flügelauflages beim Haussperling (*Passer domesticus*).
- Bilo D. und Nachtigall W. 1977: *Biophysics of bird flight: Question and results*.
Fortschritte der Zoologie 24 (2/3): 217-234
- Buri R.O. 1900: *Zur Anatomie des Flügels von *Micropus melba* und einigen anderen Coracornithes, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Cypselidae*.
Jena. Z. Med. 33: 361-610
- Brown R.H.J. 1951: *Flapping Flight*
Jbis 93: 333-359
- Delacour J. 1954: *Waterfowl of the World*.
Country Life Ltd. London: 4 Vols.
- Delacour J. und Mayr E. 1945: *The Family Anatidae*.
Wilson Bull. 57: 3-55
- Demoll R. 1930: *Die Flugbewegungen bei grossen und bei kleinen Vögeln*.
Z. Biol. 90: 199-230
- Fisher H.I. 1945: *Flying ability and the anterior intermuscular line on the coracoid*.
Auk 62: 125-129

- Fürbringer M. 1886: Ueber Deutung und Nomenklatur der Muskulatur des Vogelflügels.
Morphol.Jb.11: 121-125
- Fürbringer M. 1888: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.
- Fürbringer M. 1902: Zur vergl. Anatomie des Brust-Schulterapparates und der Schultermuskeln.
Jena.Z.Naturw. 36: 289-736
- George J.C. und Berger A.J. 1966: Avian Myology.
Academic Press, New York and London
- Gladkow N.A. 1937: Die adaptive Bedeutung der Alula bei den Vögeln. Bull.Soc.Natur.Moscou 46
- Goldspink G.1977: Muscle Energetics
In: Mechanics and Energetics of Animal Locomotion. R.Mc.N.Alexander and G.Goldspink (Eds.)
Chapman and Hall Ltd. London
- Greenewalt C.H.1960: The wings of insects and birds as mechanical oscillators.
Proc.Amer.Phil.Soc.104: 605-611
- Greenewalt C.H. 1962: Dimensional relationships for flying birds.
Smithsonian Misc.Coll. 144: No 2
- Greenewalt C.H. 1975: The flight of birds.
Transactions of the Am.Phil.Soc.
- Herzog K. 1968: Anatomie und Flugbiologie der Vögel.
Fischer Verlag Stuttgart.
- Hoerschelmann H. 1971: Proportionsvergleich am Skelett von Anatiden.
Zool.Anz.Leipzig 186 (3/4): 163-188
- Holsts E.v.1943: Ueber künstliche Vögel als Mittel zum Studium des Vogelfluges.
J.Orn. 91: 406-447
- Holsts E.v. und Küchemann D.1941: Biologische und aerodynamische Probleme des Tierfluges
Die Naturwissenschaften 29:348-362
- Howard H.1929: The Avifauna of Emeryville Shellmound.
Univ.Calif.Publ.Zool. 32: 301-394

- Hummel D. 1978: Die Leistungersparnis in Flugformationen von Vögeln mit Unterschieden in Grösse, Form und Gewicht.
J.Orn. 119:52-73
- Hummel D. und Möllenstädt W. 1977: On the calculation of the aerodynamic forces acting on a House Sparrow (*Passer domesticus*) during downstroke by means of aerodynamic theory.
Physiology of movement- Biomechanics.
Fortschritte der Zoologie 24: 235-256
- Johnsgard P.A. 1978: Ducks, Geese and Swans of the World.
University Press of Nebraska. Lincoln and London.
- Johnsgard P.A. 1965: Handbook of Waterfowl Behaviour.
Ithaca; Cornell Univ. Press.
- Lorenz K. 1933: Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehung der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges.
J.Orn. 81: 107-236
- Magnan E. 1922: Les caractéristiques des Oiseaux.
Ann.Sci.nat.(10) 5: 125
- Marey E.J. 1890: Physiologie du Mouvement. Le vol des oiseaux.
Masson; Paris.
- Meinertzhagen R. 1955: The speed and altitude of bird flight.
Jbis 97:81-117
- Nachtigall W. 1975: Vogelflügel und Gleitflug. Einführung in die aerodynamische Betrachtungsweise des Flügels.
J.Orn. 116: 1-38
- Nachtigall W. und Kempf B. 1971: Vergleichende Untersuchung der flugbiologischen Funktion des Daumenfittichs (*Alula spuria*) bei Vögeln.
Z.vergl.Physiol. 71: 326-341
- Nair K.K. 1954: A comparison of the muscles in the forearm of a flapping and a soaring bird.
Journ.Anim.Morph.and Physiol. 1: 26-34
- Frith H.J. 1967: Waterfowl in Australia.
Honolulu; East-West-Center Press

- Oehme H. 1965: Ueber den Kraftflug grosser Vögel.
Beiträge zur Vogelkunde 11(1/2): 5-28
- Oehme H. 1971 : Ueber die geometrische Verwindung des Vogel-
flügels.
Biol.Zbl 90: 145-156
- Oehme H. 1977 : On the aerodynamic of separated primaries in
the avian wing. In: Scale effects in animal lo-
comotion.(T.J.Pedley Ed.)
Academic Press, London
- Pennycuik 1972: Animal Flight.
Studies in Biology; no 33
Arnold, London
- Peterson R., Mountfort G., Hollom P.A.D. 1963 : Die Vögel Europas.
Verlag Parey, Hamburg und Berlin
- Rayner J.M.V. 1979: A new approach to animal flight
mechanics.
J.exp. Biol. 80: 17-54
- Rensch B. 1948: Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln
und Säugetieren.
Zool.Jb. 61: 337-412
- Rylander M.K. and Bolen D.C. 1974: Feeding adaptations in Whist-
ling ducks (Dendrocygna).
Auk 91: 86-94
- Schnell G. 1974: Flight speeds and wingbeat-frequencies of the
magnificent frigatebird.
Auk 91: 564-570
- Stanley C.(Ed) 1977: Handbook of the birds of Europe, the Middle
East and North Africa. Vol.1
Oxford University Press
- Stolpe M. und Zimmer K. 1938: Die flugmechanische Bedeutung des
Daumenfittichs.
J.Orn. 86: 485-496
- Stolpe M. und Zimmer K. 1939: Der Vogelflug.
Leipzig.
- Storer J.H. 1948: The flight of birds analyzed through slow-motion
photography.
Cranbrook Inst.Sci.Bull. 28; Michigan.

- Sy M. 1936: Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogel-
flügel.
J.Orn. 84: 200-296
- Woelfenden G.E.1961: Postcranial osteology of the waterfowl.
Bulletin of the Florida State Museum.
Biological Sciences 6: 1-29
- Ziswiler V.1967: Vergleichend-morphologische Untersuchungen am
Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur
Abklärung ihrer systematischen Stellung.
Zool.Jb.Syst. 94: 427-520

Tabelle 1 : Untersuchte Arten

Die Zahlen bezeichnen die Anzahl morphologisch-anatomisch untersuchter Individuen

x bezeichnet die flügelkinematisch untersuchten Arten. Die Bewegungsanalyse erstreckt sich auf mindestens 15 Individuen/Art, die Frequenzanalyse auf über 30 Ind./Art.

Unterfamilie Anseranatinae

Anseranas semipalmata (Latham) ♂ ad. 1 1

Unterfamilie Anserinae

Tribus Dendrocygnini

Dendrocygna arcuata (Horsfield) ♂ ad. 1 1 1
Dendrocygna bicolor (Vieillot) ♀ ad. 1 1 1
Dendrocygna autumnalis (Linnaeus) ♂ ad. 1 1 1

Tribus Anserini

Cygnus olor (Cmelin) ♂ ad. 3 3 3 x
Cygnus cygnus (Linnaeus) ♂ ad. 2 2 1 x
Anser anser (Linnaeus) ♂ ad. 2 2 1 x
Anser brachyrhynchus (Linnaeus) ♂ ad. 2 2 1 x
Branta leucopsis (Bechstein) ♂ ad. 1 1 1

Unterfamilie Anatinae

Tribus Tadornini

Tadorna ferruginea (Pallas) ♂ ad. 1 1 1
Tadorna tadorna (Linnaeus) ♀ ad. 5 3 1 x
Tachyeres brachypterus (Latham) juv. 1 1

Tribus Cairinini

Aix galericulata (Linnaeus) ♀ juv. 1 1 1
Nettapus pulchellus (Gould) ? ad. 2 2 1

Tribus Anatini

Anas platyrhynchos (Linnaeus) ♀ ad. 3 3 2 x
Anas superciliosa (Mathews) ♀ ad. 1 1 1
Anas penelope (Linnaeus) ♀ ad. 1 1 1 x
Anas crecca (Linnaeus) ♂ ad. 2 2 1 x
Anas clypeata (Linnaeus) ♀ ad. 1 1 1

Tribus Aythyini

Aythya ferina (Linnaeus) ♀ ad. 2 2 1 x
Aythya fuligula (Linnaeus) ♀ ad. 11 8 11 x

Tribus Somateriini

Somateria mollissima (Linnaeus) ♂ ad. 14 10 5 x

Tribus Mergini

Melanitta nigra (Linnaeus) ♂ ad. 2 2 1
Bucephala clangula (Linnaeus) ♀ ad. 2 2 2 x
Mergus albellus (Linnaeus) ♂ ad. 1 1 1

Geschlecht

Alter (adult/juvenil)

Flügelvermessung

Osteologie von Schultergürtel und Vorderextremität

Myologie von Schultergürtel und Vorderextremität

Flügelkinematik

Tab. 2

Quantitativer Vergleich von *M. pectoralis* und *M. supracoracoideus*
in Abhängigkeit zum Körpergewicht bei
Somateria mollissima.

Körpergewicht in Gramm	Trockengewicht des <i>M. pectoralis</i> in g	Trockengewicht des <i>M. supra- coracoideus</i> in g	Trockengewicht (TG) des <i>M. supracor.</i> in % TG des <i>M. pectoralis</i>
2550	78	9,3	12
2450	73	9,2	13
2310	75	9,0	12
2140	73	9,2	13
2030	72	9,3	13
1850	70	9,1	13
1810	72	9,0	13
1760	39	5,5	14
1705	26	3,9	15
1660	34	4,9	14
1650	29	4,4	15
1560	26	4,2	16
1530	16	2,9	18
1480	18	3,1	17
1440	14	2,5	18
1400	14	2,7	19
1380	13	2,5	19
1350	12	2,4	20

Tab. 3

Proportionierung des Schultergürtels

abs. Pectorallänge = Längen Coracoid + Sternum

rel. Pectorallänge = abs. Pectorallänge / Gewichtslänge

* Die in Klammern aufgeführten Werte zeigen die intraspezifische Schwankungsbreite bei Arten, an denen grössere Serien vermessen wurden.

	relative Pectorallänge	Coracoidlänge in % der absol. Pectorallänge	Index aus mittl. Sternbreite/ Sternumlänge	Index aus max. Kiehlhöhe/mittl. Sternbreite
Anseranas semipalmata	12,3	38	0,51	0,61
Dendrocygna arcuata	12,2	36	0,47	0,62
Dendrocygna bicolor	12,2	39	0,47	0,73
Dendrocygna autumnalis	12,2	38	0,49	0,70
Cygnus olor	13,4	35	0,48	0,61
Cygnus cygnus	12,4	35	0,47	0,62
Anser anser	12,4	35	0,48	0,70
Anser brachyrhynchus	12,4	37	0,49	0,75
Branta leucopsis	12,4	39	0,51	0,66
Tadorna ferruginea	12,0	40	0,52	0,59
Tadorna tadorna	12,9	39	0,50	0,62
Tachyeres brachypterus	12,5	38	0,53	0,19
Aix galericulata	12,3	38	0,50	0,63
Nettapus pulchellus	11,9	39	0,51	0,56
Anas platyrhynchos	13,0	40	0,47	0,61
Anas superciliosa	12,6	40	0,51	0,47
Anas penelope	12,5	40	0,48	0,55
Anas crecca	12,9	38	0,47	0,66
Anas clypeata	12,0	39	0,51	0,56
Aythya ferina	11,3	43	0,69	0,45
Aythya fuligula	11,4 (11,2-11,5)	41 (40-42)	0,64 (0,63-0,65)	0,47 (0,45-0,49)
Somateria mollissima	12,2 (11,9-12,4)	39 (38-40)	0,64 (0,61-0,67)	0,47 (0,45-0,49)
Melanitta nigra	11,9	36	0,58	0,49
Bucephala clangula	12,5	42	0,64	0,44
Mergus albellus	12,8	420	0,59	0,45

Tab. 4

Proportionierung des Flügel skelettes

	Humeruslänge in % der Flügel skelett- länge (FSL)	Unterarmlänge in % FSL	Hand skelettlänge in % FSL	Index, gebildet aus Oberarmlänge/Unter- armlänge	Hand skelettlänge in % der Handlänge	Länge des Dig. alu- laris in % der Alulaalänge
<i>Anseranas semipalmata</i>	36	36	28	1,00		19
<i>Dendrocygna arcuata</i>	34	36	30	0,93	40	20
<i>Dendrocygna bicolor</i>	33	37	30	0,98	41	19
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	33	35	32	0,93	39	21
<i>Cygnus olor</i>	36	35	29	1,02	40	19
<i>Cygnus cygnus</i>	34	35	31	0,98	43	24
<i>Anser anser</i>	33	33	34	0,99	40	22
<i>Anser brachyrhynchus</i>	33	32	35	1,02	35	22
<i>Branta leucopsis</i>	34	33	33	1,01	35	19
<i>Tadorna ferruginea</i>	32	32	36	1,00	39	21
<i>Tadorna tadorna</i>	32	32	36	1,01	38	20
<i>Tachyeres brachypterus</i>	35	30	35	1,19		
<i>Aix galericulata</i>	33	30	37	1,09	35	22
<i>Nettapus pulchellus</i>	34	31	35	1,09	35	22
<i>Anas platyrhynchos</i>	34	30	36	1,11	40	22
<i>Anas superciliosa</i>	34	30	36	1,11	38	22
<i>Anas penelope</i>	33	29	38	1,15	37	23
<i>Anas crecca</i>	34	30	36	1,13	34	20
<i>Anas clypeata</i>	34	30	36	1,10	37	24
<i>Aythya ferina</i>	34	32	34	1,10	39	23
<i>Aythya fuligula</i>	34	32	34	1,08	40	24
<i>Somateria mollissima</i>	34	31	35	1,09	41	28
<i>Melanitta nigra</i>	34	32	34	1,04	42	27
<i>Bucephala clangula</i>	33	31	36	1,09	39	24
<i>Mergus albellus</i>	34	31	36	1,11	37	24

Tab. 5

Intraspezifischer Vergleich von Flügelfläche und Flächenbelastung

a) *Somateria mollissima*

	Körpergewicht G in	Flügelfläche F in cm ²	Flächenbe- lastung G/F in g/cm ²
	1320	1095	1,21
	1480	1098	1,35
	1533	1085	1,41
	1560	1081	1,44
	1600	1112	1,44
	1620	1110	1,46
	1650	1108	1,49
	1705	1122	1,52
	1812	1106	1,64
	1820	1093	1,67
	2030	1105	1,84
	2250	1095	2,05
	2310	1089	2,12
	2450	1109	2,21
Ø =	1796	1101	1,63
Streuung der Werte um den Mittelwert			
in %	73-136 %	98-102 %	74-136 %

b) *Aythya fuligula*

	Körpergewicht G in g	Flügelfläche F in cm ²	Flächenbelastung G/F
	917	506	1,81
	940	474	1,98
	946	512	1,83
	950	520	1,83
	980	541	1,81
	998	528	1,89
	1045	548	1,91
	1052	534	1,97
	<u>1114</u>	<u>576</u>	<u>1,93</u>
Ø =	992	527	1,88
Streuung der Werte um den Mittelwert			
in %	92 - 112 %	90 - 109 %	96 - 105 %

Tab. 6

Interspezifischer Vergleich von Flügelfläche und Flächenbelastung

Das Körpergewicht entspricht einem mittleren Gewichtswert aus der Literatur.

Species	Körper- Gewicht G in g	Flügel- fläche F in cm ²	Flächen- belastung F/G in g/cm ²	relative Flügel- fläche $\sqrt[3]{F}/\sqrt[3]{G}$
<i>Dendrocygna arcuata</i>	690	1000	0,69	3,6
<i>Dendrocygna bicolor</i>	740	1040	0,71	3,6
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	820	1100	0,74	3,5
<i>Cygnus olor</i>	11800	6600	1,79	3,6
<i>Cygnus cygnus</i>	10400	5540	1,88	3,4
<i>Anser anser</i>	3170	2400	1,32	3,3
<i>Anser brachyrhynchus</i>	2600	2170	1,20	3,4
<i>Branta leucopsis</i>	1850	1740	1,06	3,4
<i>Tadorna ferruginea</i>	1400	1670	0,84	3,7
<i>Tadorna tadorna</i>	1200	1290	0,93	3,4
<i>Aix galericulata</i>	510	510	1,00	2,8
<i>Nettapus pulchellus</i>	330	430	0,77	3,0
<i>Anas platyrhynchos</i>	1000	960	1,04	3,1
<i>Anas superciliosa</i>	900	850	1,06	3,0
<i>Anas penelope</i>	700	695	1,01	3,0
<i>Anas crecca</i>	350	380	0,92	2,8
<i>Anas clypeata</i>	580	530	1,09	2,8
<i>Aythya ferina</i>	850	510	1,67	2,4
<i>Aythya fuligula</i>	800	520	1,54	2,5
<i>Somateria mollissima</i>	2250	1100	2,05	2,5
<i>Melanitta nigra</i>	1150	760	1,51	2,6
<i>Bucephala clangula</i>	730	475	1,54	2,4
<i>Mergus albellus</i>	640	505	1,27	2,6

Tab. 7

Lineare Flügelproportionen

Bei Individuenzahlen > 1 ist in Fällen variierender Werte die Variationsbreite in Klammern angegeben.

* relative Flügelänge = $\frac{\text{absolute Fl.länge}}{\text{Gewichtslänge}}$

Species	relative Flügelänge *	Fl.breite in % der abs. Fl.länge	Handlänge in % der abs. Fl.länge	Alulalänge in % der Handlänge
<i>Dendrocygna arcuata</i>	45	37	53	41
<i>Dendrocygna bicolor</i>	42	39	59	40
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	48	36	57	39
<i>Cygnus olor</i>	48	31	55 (54-56)	36
<i>Cygnus cygnus</i>	50	28 (27-28)	56 (55-57)	39
<i>Anser anser</i>	49	29 (28-29)	60	35
<i>Anser brachyrhynchus</i>	49	33	64	35
<i>Branta leucopsis</i>	51	32	64	34
<i>Tadorna ferruginea</i>	50	35	66	32
<i>Tadorna tadorna</i>	49	31	65	34
<i>Aix galericulata</i>	43	35	68	33
<i>Nettapus pulchellus</i>	39	38 (37-38)	66 (65-67)	34
<i>Anas platyrhynchos</i>	41	33	63	31
<i>Anas superciliosa</i>	41	35	63	32
<i>Anas penelope</i>	46	30	65	29
<i>Anas crecca</i>	40	33	67	32
<i>Anas clypeata</i>	40	33	65	31
<i>Aythya ferina</i>	37	33	60	32
<i>Aythya fuligula</i>	37	29 (28-30)	59 (57-59)	33 (32-34)
<i>Somateria mollissima</i>	37	33 (32-34)	62 (62-64)	33
<i>Melanitta nigra</i>	40	30	56	35
<i>Bucephala clangula</i>	34	32	67 (66-67)	32
<i>Mergus albellus</i>	36	32	66	32

Tab. 8

Interspezifischer Vergleich der Flügelschlagamplituden

Maximale Auslenkung von der Horizontalen im unbeschleunigten, horizontalen Einzelflug bei Windstille. Die Werte repräsentieren arithmetische Mittel aus mindestens 15 Einzelmessungen pro Art.

Species	oberer Umkehrpunkt des Flügels	unterer Umkehrpunkt des Armes	unterer Umkehrpunkt der Hand
<i>Cygnus olor</i>	+ 38°	- 13°	- 58°
<i>Cygnus cygnus</i>	+ 37°	- 12°	- 54°
<i>Anser anser</i>	+ 34°	- 19°	- 55°
<i>Anser brachyrhynchus</i>	+ 35°	- 18°	- 56°
<i>Tadorna tadorna</i>	+ 38°	- 20°	- 57°
<i>Anas platyrhynchos</i>	+ 36°	- 17°	- 60°
<i>Anas penelope</i>	+ 37°	- 18°	- 65°
<i>Anas crecca</i>	+ 40°	- 21°	- 64°
<i>Aythya ferina</i>	+ 45°	- 25°	- 74°
<i>Aythya fuligula</i>	+ 47°	- 26°	- 77°
<i>Somateria mollissima</i>	+ 44°	- 26°	- 65°
<i>Bucephala clangula</i>	+ 43°	- 22°	- 69°

Tab. 9

Flügeschlagfrequenzen verschiedener Anatidae im Normalflug

Die Frequenzen stellen Mittel dar aus mindestens 30 individuellen Messungen.

Zur Ermittlung der mittleren Flügelängen wurden Literaturwerte der ornith. Flügelängen (=Handlänge) mit Hilfe von Tab.7 auf 100 % aufgerechnet.

Korrelation: $f = 884x^{-0,8}$; $r = 0,98$; $p < 0,001$

Species	mittl. Frequenz f=Anzahl/s	Variations- breite	mittl. Flügelänge* x
Cygnus olor	3,4	3,2 - 3,6	1080
Cygnus cygnus	3,4	3,3 - 3,7	1090
Anser brachyrhynchus	4,3	4,1 - 4,7	690
Anser anser	4,0	3,8 - 4,3	750
Tadorna tadorna	5,4	4,8 - 5,6	510
Anas platyrhynchos	6,8	6,5 - 7,3	430
Anas penelope	7,2	6,8 - 7,5	390
Anas crecca	9,4	9,0 - 9,6	280
Aythya ferina	8,2	8,1 - 8,5	360
Aythya fuligula	8,4	8,2 - 8,7	350
Somateria mollissima	6,5	6,2 - 6,8	470
Bucephala clangula	9,0	8,7 - 9,4	310

Tabelle 10

Ursprung der gemeinsamen Sehne der Mm.expansor
secundariorum und coracotriceps

	Sternum	Aponeurose des M.sternocoraco- ideus	Verbindung zur Sehne der Gegen- seite	Fascie zwischen M.sternocorac. und M.coracobrach.caud.	M.sternocostalis	Acromion scapularis	Fascien der Hals- muskulatur
Anseranas semipalmata	x					x	
Dendrocygna arcuata		x				x	
Dendrocygna bicolor		x				x	
Dendrocygna autumnalis		x				x	
Cygnus olor			x				x
Cygnus cygnus			x				x
Anser brachyrhynchus			x				x
Anser anser			x				x
Branta leucopsis			x				x
Tadorna ferruginea		x				x	
Tadorna tadorna		x				x	
Tachyeres brachypterus					x	x	
Nettapus pulchellus			x				x
Aix galericulata			x				x
Anas platyrhynchos		x				x	
Anas superciliosa		x				x	
Anas penelope		x				x	
Anas crecca		x				x	
Anas clypeata		x				x	
Aythya ferina				x			x
Aythya fuligula				x			x
Somateria mollissima	o	o	o	o	o	o	o
Melanitta nigra	o	o	o	o	o	o	o
Bucephala clangula	o	o	o	o	o	o	o
Mergus albellus				x			x

Legenden zu den Abbildungen 1- 19

Abb.1 : Lage und Ausdehnung des Ursprunges der M.rhomboideus profundus und rhomboideus superficialis. Ortsbeziehung dieser Muskeln zu Furcula und Scapula.

pth= präthoracale Wirbel (=Cervicalwirbel)

cd = cervicodorsaler Wirbel

th = thoracale Wirbel

Doppelstrich am Ende = Letzte Rippe

schwarz = M.rhomboideus superficialis

schraffiert= M.rhomboideus profundus

ausgezogene Linie= Scapula

unterbrochene Linie= Omalis clavicularae der Furcula

schwarzer Kreis= Lage des Schultergelenkes

Abb.2 : Lage und Ausdehnung des Ursprunges des M.latissimus dorsi

***** = Pars cranialis M.lat.dorsi

///// = Pars caudalis M.lat.dorsi

Doppelstrich am Ende= caudales Thoraxende

cd= cervicodorsaler Wirbel

th= thoracale Wirbel

Abb. 3: Hebelarmlänge des M.extensor metacarpi radialis Über den Extensionsbereich der Hand von 20° bis 160°.

Abszisse: Handextension in Grad

Ordinate: Hebelarmlänge M.extensor metacarpi radialis in mm

CC= Cygnus cygnus

AP= Anas penelope

MA= Mergus albellus

Abb.4: Tadorna ferruginea : Rechte Thoraxhälfte in der Dorsalansicht.

Abb.5: Branta leucopsis : Ansicht wie in Abb.4.

Abb.6: Anas platyrhynchos: Ventralansicht des Thorax nach Obduktion des M.pectoralis

Abb.7: Cygnus olor: Ansicht wie Abb.6.

- Abb.8: *Anas platyrhynchos*: Ellbogen in der Ventralansicht. Zur Darstellung des M. entepicondylar- ulnaris sind die Mm. flexor carpi ulnaris und pronator superficialis wegpräpariert.
- Abb.9: *Cygnus olor*: Darstellung wie in Abb.8 .
- Abb.10: *Cygnus olor*: Dorsalansicht des Handgelenkes
- Abb.11: *Cygnus olor*: Ventralansicht des Handgelenkes
- Abb.12: *Anas platyrhynchos*: Uebersichtsdarstellung von Unterarm und Hand in der Ventralansicht.
- Abb.13: *Anas platyrhynchos*: Uebersichtsdarstellung von Unterarm und Hand in der Dorsalansicht.
- Abb.14: Bewegungsphasen (I-IV) des Flügels von *Cygnus olor* während eines Schlagzyklus im unbeschleunigten Horizontalflug.
Abszisse: Zeit in 1/10 Sekunden
Ordinate: Auslenkung des Armes und der Hand aus der Horizontalen in Grad.
- Abb.15: Flügelbewegung wie in Abb.14
Ausgezogene Linie: unbeschleunigter Horizontalflug.
Unterbrochene Linie: Start.
- Abb.16: *Cygnus cygnus*: Ein Bewegungszyklus der Flügel in der Lateralansicht.
- Abb.17: *Cygnus olor*: Ein Bewegungszyklus der Flügel in der Frontalansicht

Alphabetisches Verzeichnis der in den Abbildungen 4 bis 13 verwendeten Abkürzungen

Knochen:

AL	=	Digitus alularis	
CMC	=	Carpometacarpus	MMA=Metacarpus majus MMI=Metacarpus minus
COR	=	Coracoid	
CST	=	Carina sterni	
DM	=	Digitus minor	
DMP 1-3	=	Phalanges digitus major 1-3	
HU	=	Humerus cp=crista pectoralis	
FU	=	Furcula	
RA	=	Radius	
RD	=	Radiale	
RI	=	Rippen	
SC	=	Scapula	
UL	=	Ulna	
UN	=	Ulnare	
cd	=	cervicodorsale	} Wirbel
pth	=	präthoracale	
th	=	thoracale	
FTR	=	Foramen triosseum	

Muskeln:

U	=	Ursprung; J= Insertion	
ABA	=	M.abductor alulae	
ADA	=	M.adductor alulae	
ADM	=	M.abductor digiti majoris	
BIC	=	M.biceps brachii	
BRA	=	M.brachialis	
CBC	=	M.coracobrachialis caudalis	
DMA	=	M.deltoideus major	
EBA	=	M.extensor brevis alulae	
ECT	=	M.ectepicondylo-ulnaris	
EDC	=	M.extensor digitorum communis	
EDM	=	M.extensor longus digiti majoris	
EDMD	=	M.ext.l.dig.maj.Pars distalis	
EDMP	=	M.ext.l.dig.maj.Pars proximalis	
ELA	=	M.extensor longus alulae	
EMR	=	M.extensor metacarpi radialis	
EMU	=	M.extensor metacarpi ulnaris	
ENT	=	M.entepicondylo-ulnaris	
FCU	=	M.flexor carpi ulnaris	
FDM	=	M.flexor digiti minoris	
FDP	=	M.flexor digitorum profundus	
FDS	=	M.flexor digitorum superficialis	
FLA	=	M.flexor alulae	
HM	=	Halmsmuskulatur	
HTR	=	M.humerotriceps	

IDO	= M.interosseus dorsalis
IVE	= M.interosseus ventralis
LCD	= M.latissimus dorsi Pars caudalis
LCR	= M.latissimus dorsi Pars cranialis
PEC	= M.pectoralis
PRP	= M.pronator profundus
PRS	= M.pronator superficialis
RHP	= M.rhomboideus profundus
RHS	= M.rhomboideus superficialis
SCS	= M.subcoracoscapulares
SEC	= M.serratus superficialis Pars caudalis
SHC	= M.scapulohumeralis Pars caudalis
SPC	= M.supracoracoideus
STR	= M.scapulotriceps
SUP	= M.supinator
TPP	= M.tensor propatagialis
TRI	= M.triceps brachii
UMD	= M.ulnometacarpalis dorsalis
UMV	= M.ulnometacarpalis ventralis

Ligamente, kollagene und elastische Strukturen:

EL I	= Ligamentum elasticum propatagiale I
EL II	= Ligamentum elasticum propatagiale II
H-C	= Ligamentum humerocarpale
Lig.	= Ligamentum allg.
MIA	= Membrana interossea antebrachialis
PP	= Propatagium
RET	= Retinaculum
THU	= Trochlea humeroulnaris

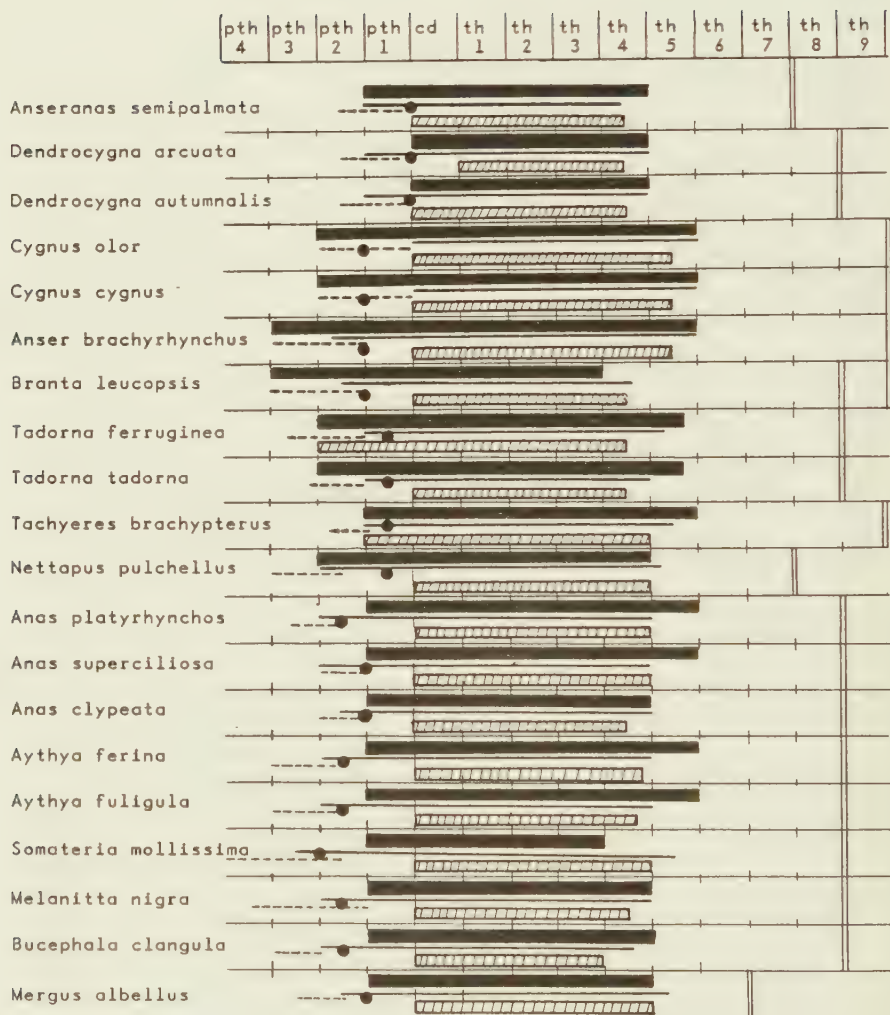


Abb. 1

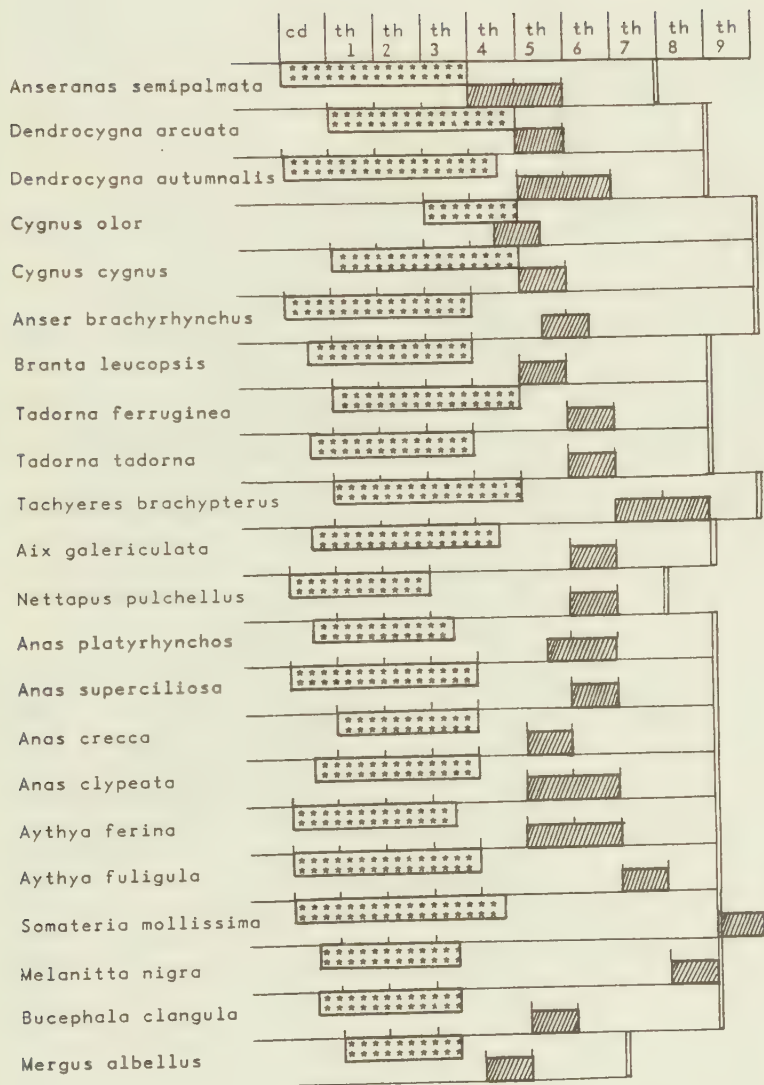


Abb. 2

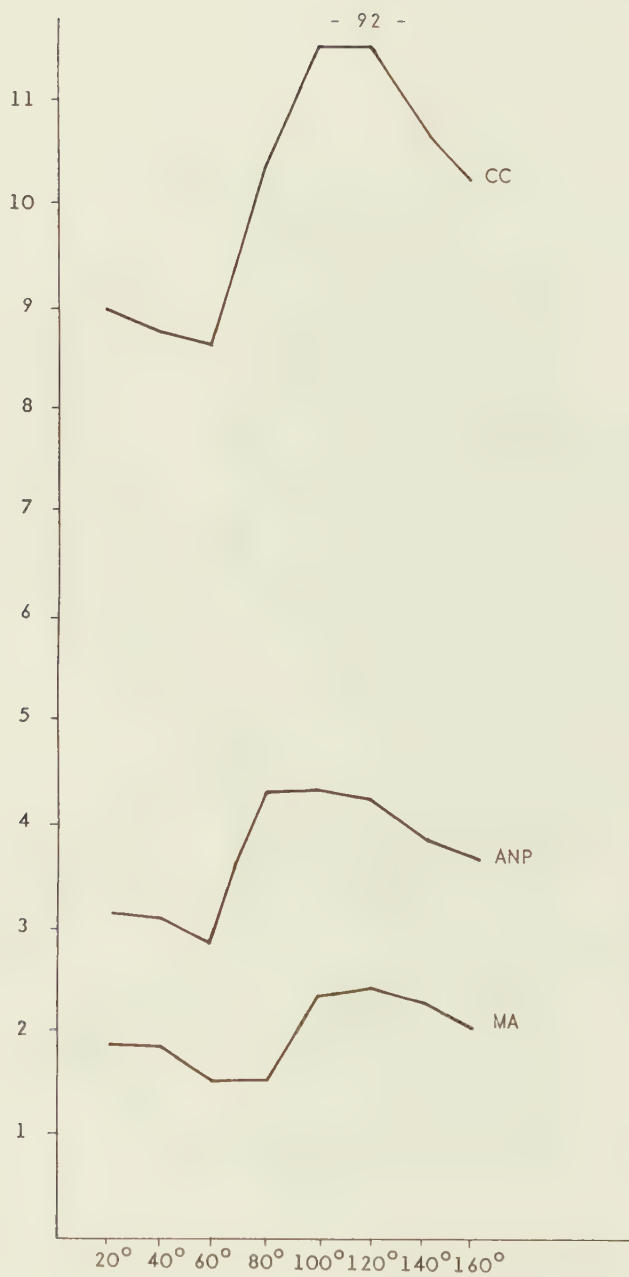


Abb. 3

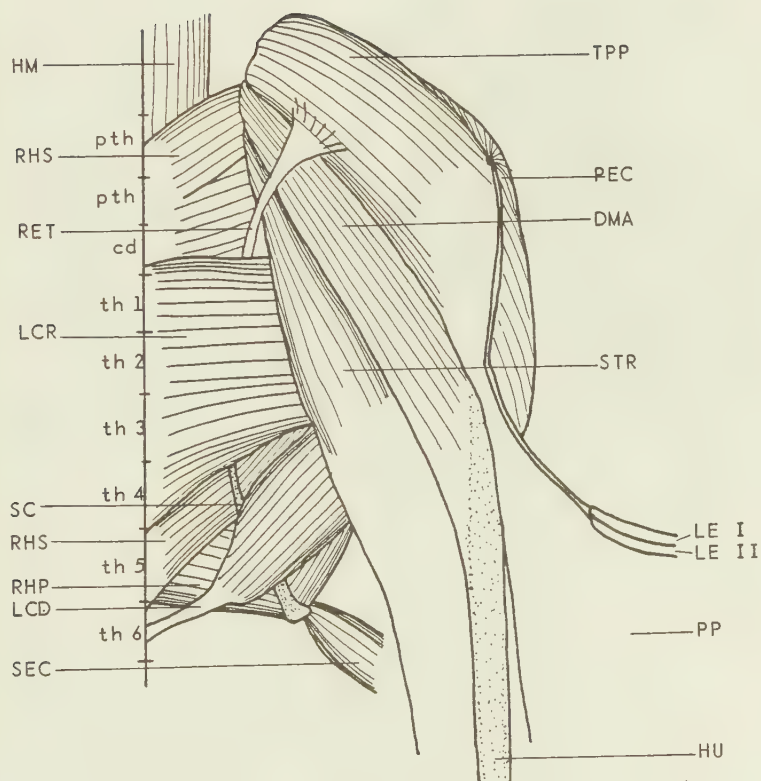


Abb. 4

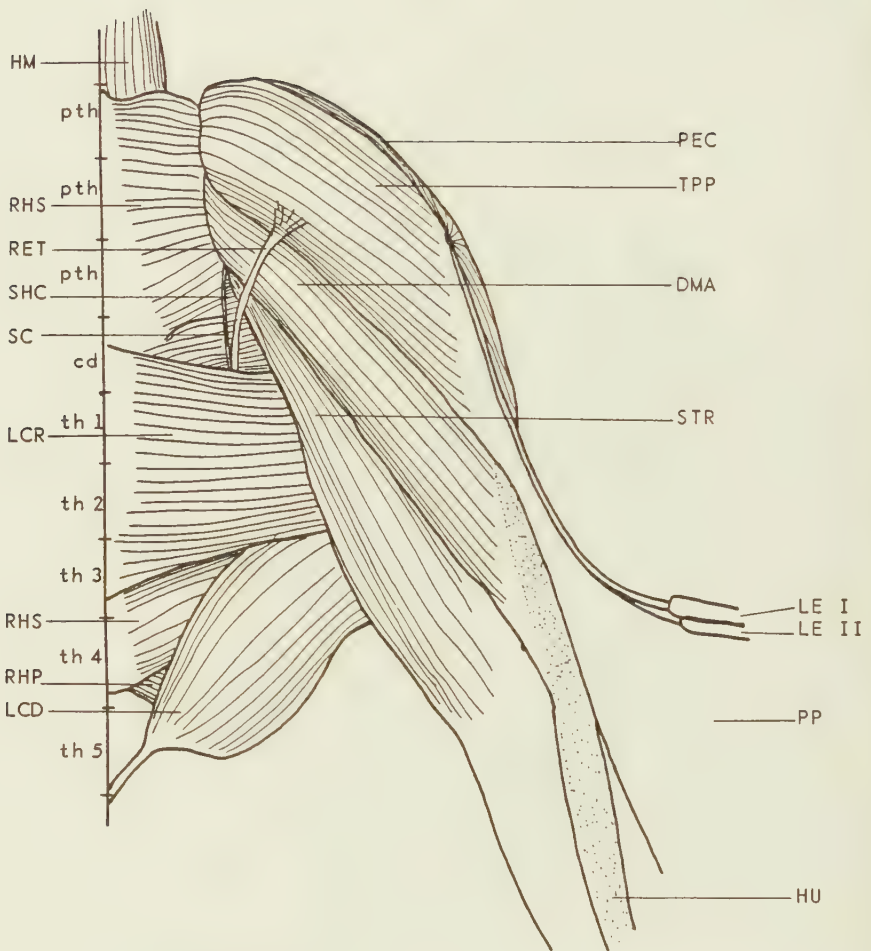


Abb. 5

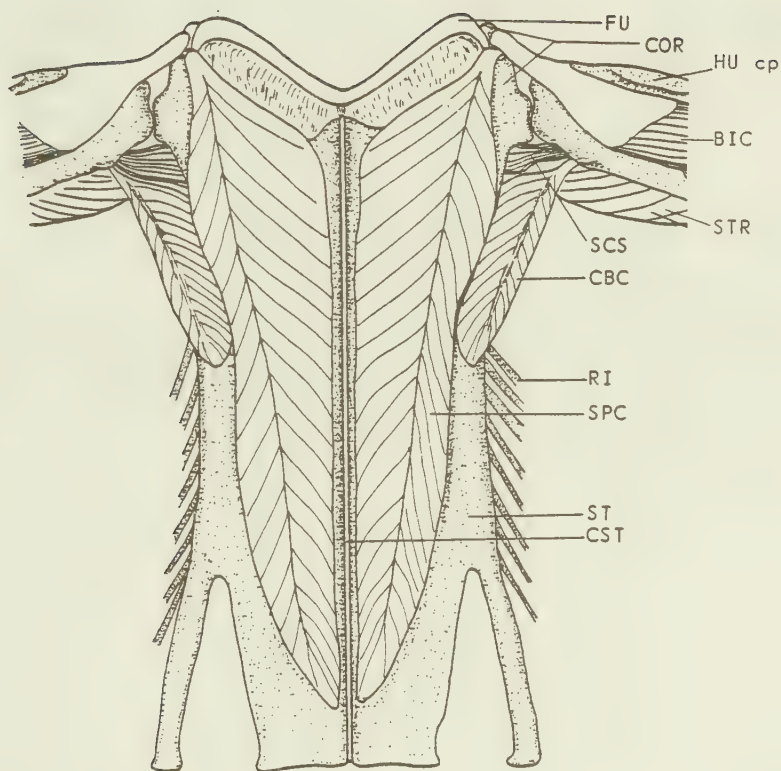


Abb. 6

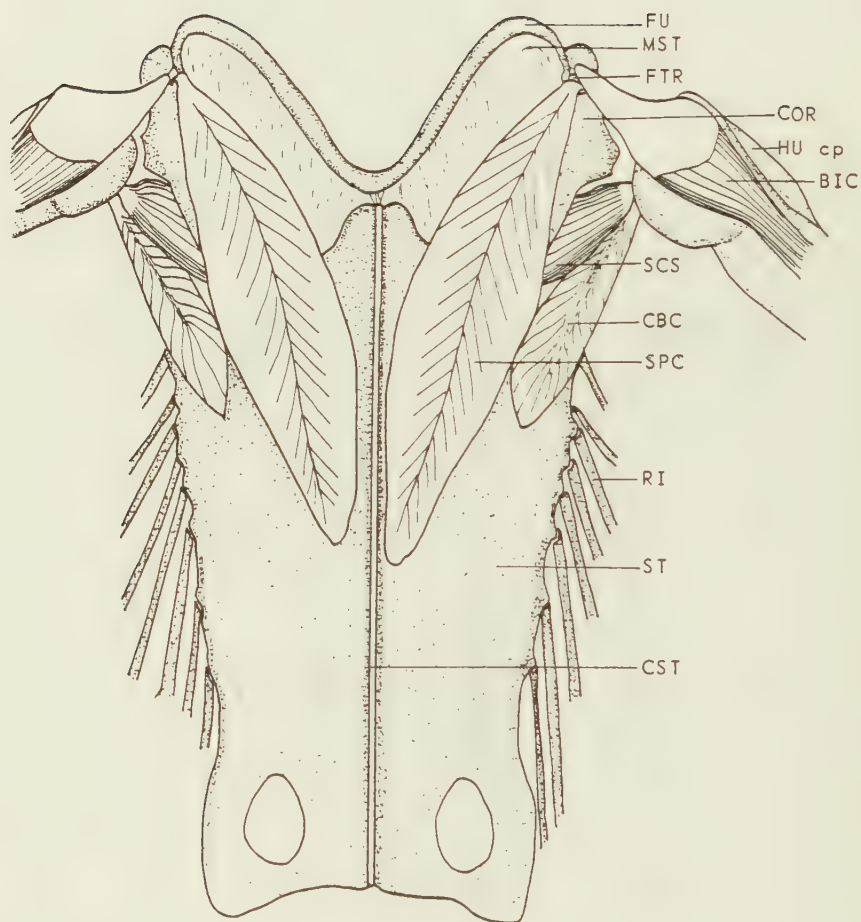


Abb. 7

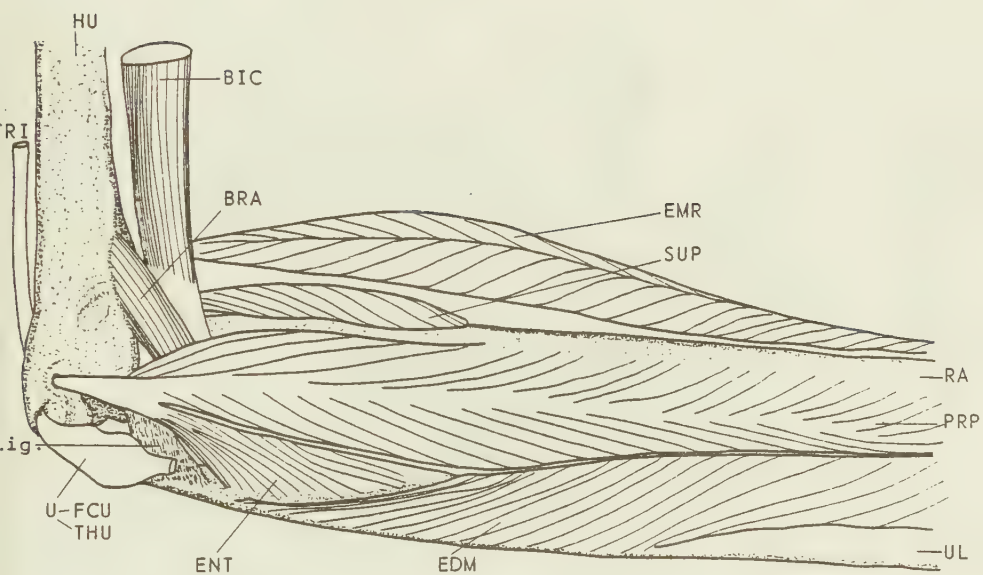


Abb. 8

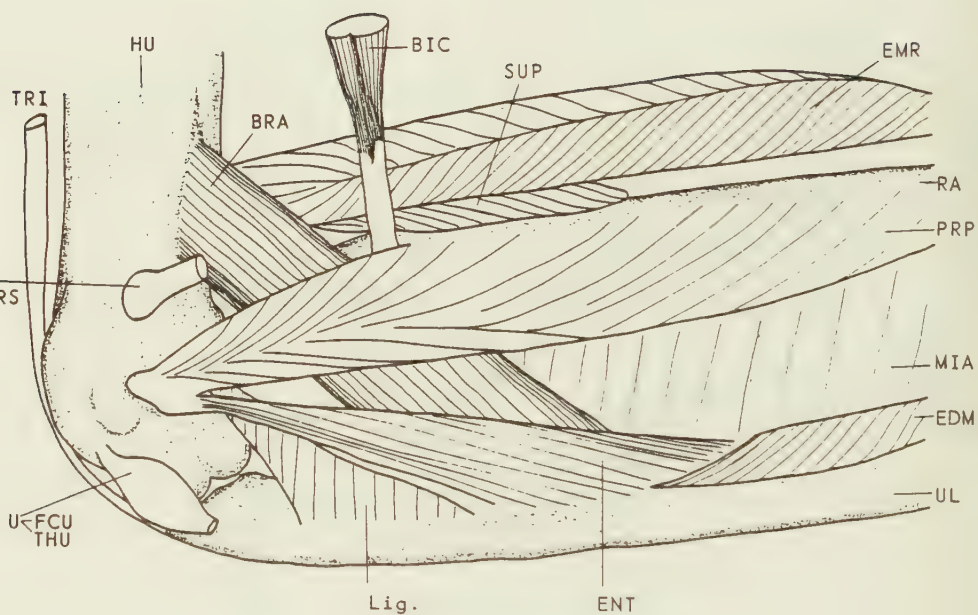


Abb. 9

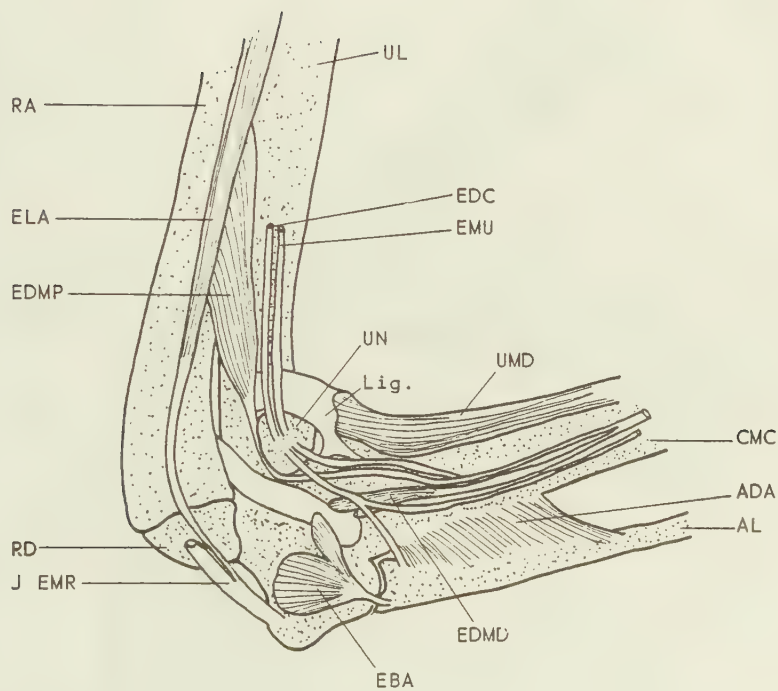


Abb. 10

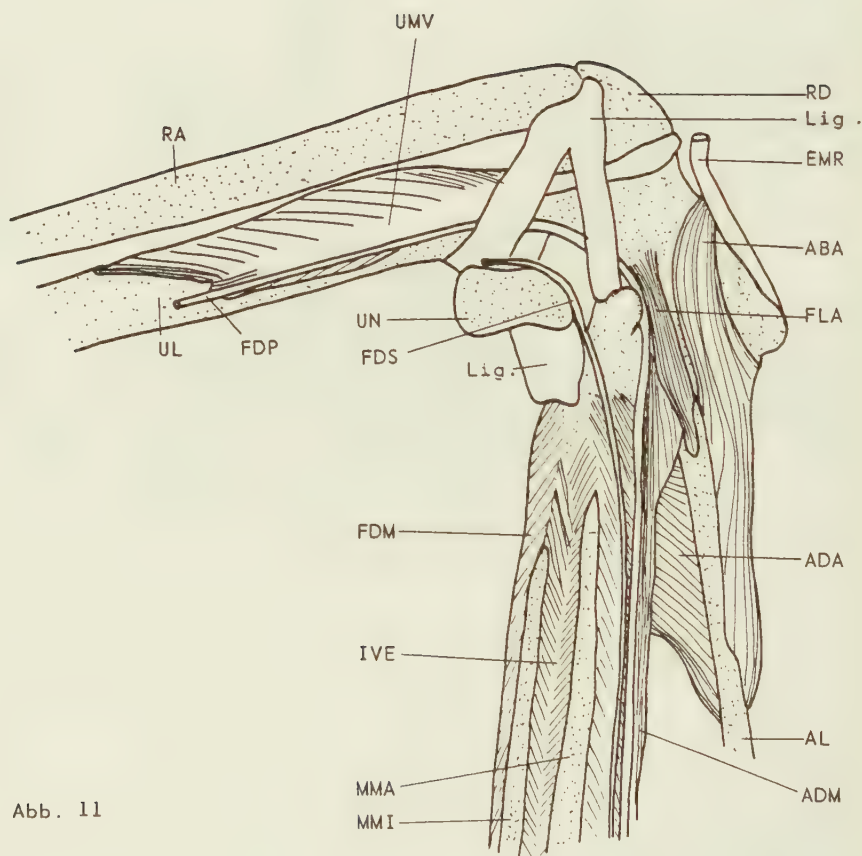


Abb. 11

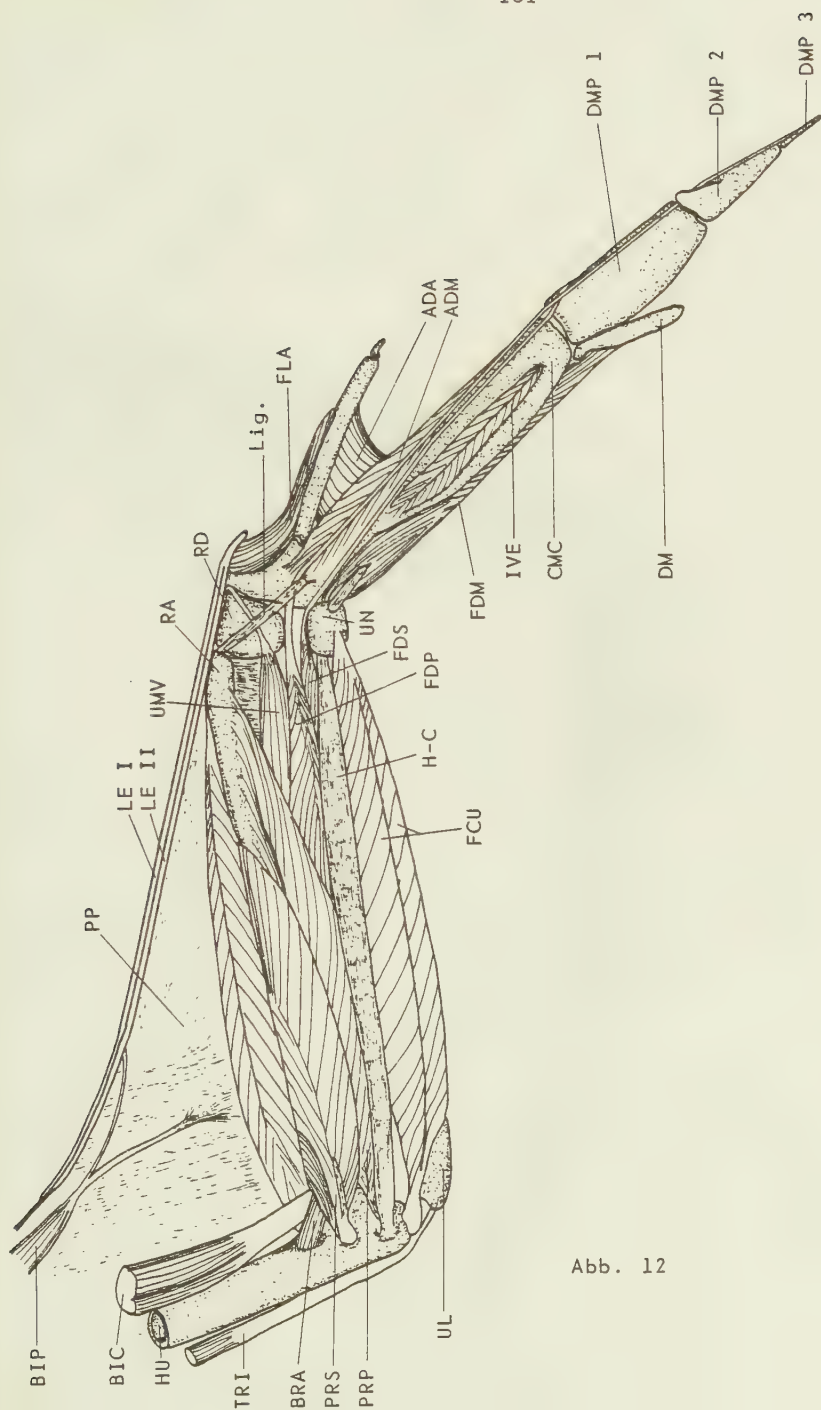


Abb. 12

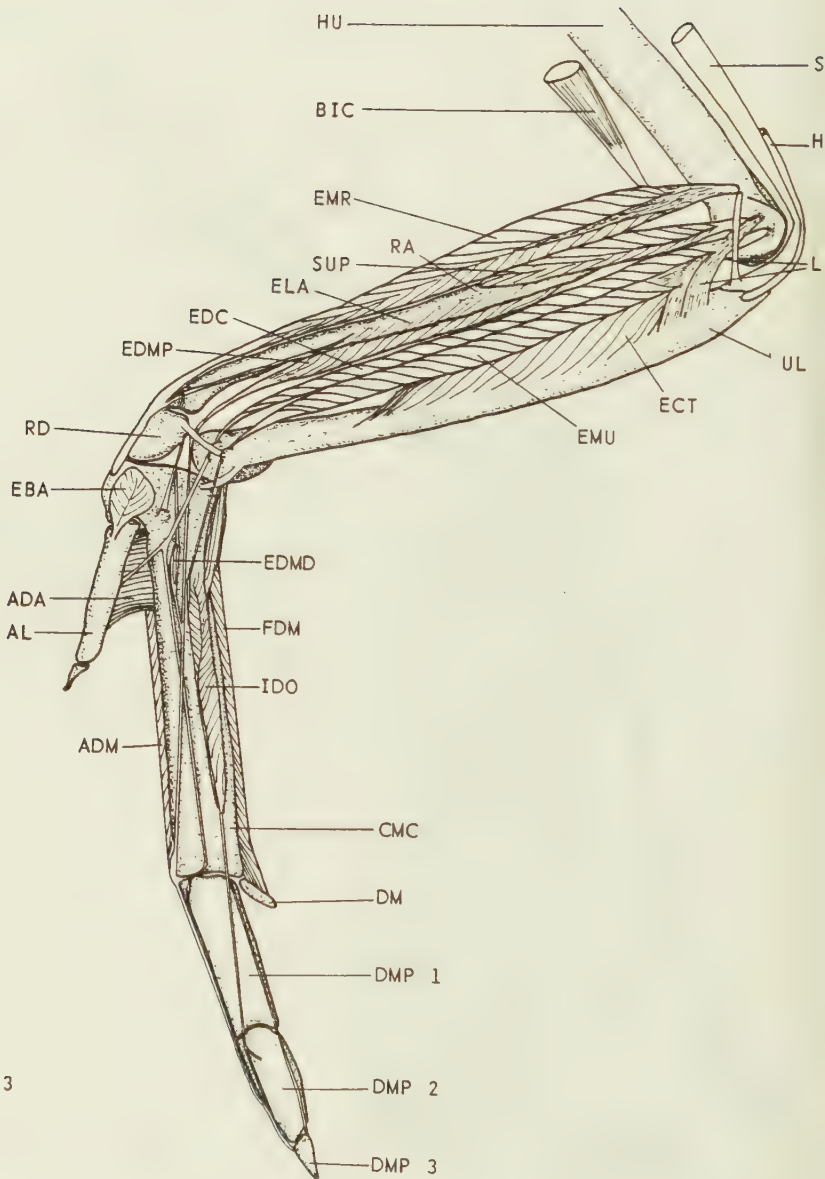


Abb. 13

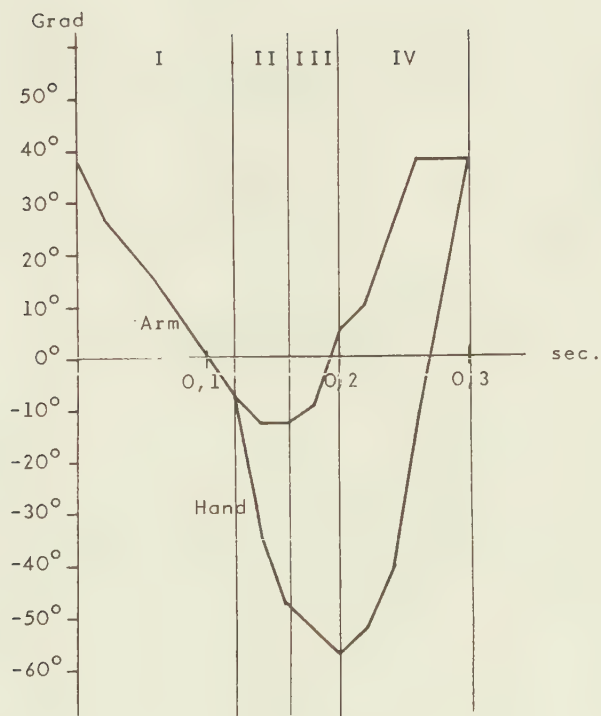


Abb. 14

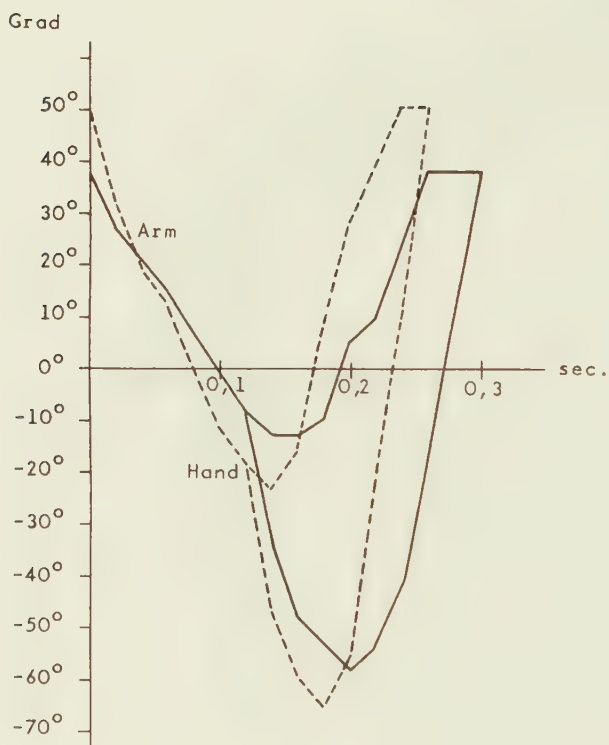
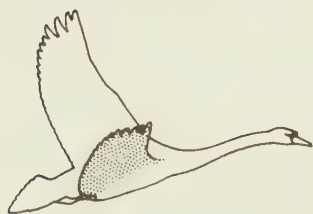
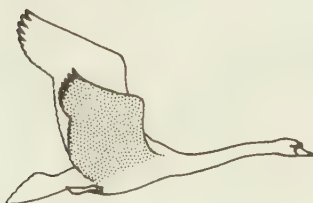


Abb. 15







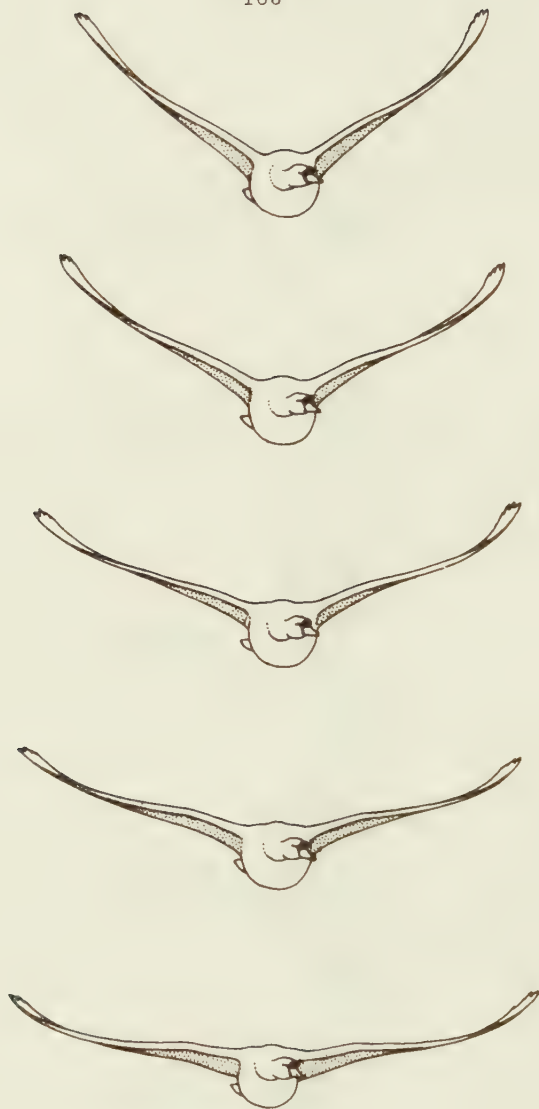
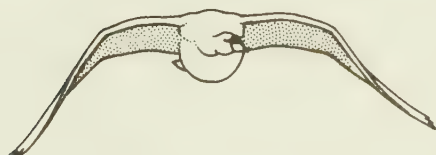
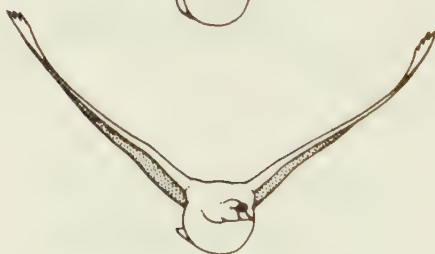


Abb. 17





Curriculum vitae

Heinz Richner

Bürger von Gränichen, Kanton Aargau

10. April 1950	geboren in Aarau
1957-1967	Primar- und Bezirksschule in Gränichen
1967-1971	Kantonales Lehrerseminar in Aarau
1971	Abschluss mit dem Aarg. Primarlehrerpatent
1971-1976	Studium der Zoologie an der Universität Zürich mit den Nebenfächern Chemie, Mikrobiologie, Anthropologie und Botanik
1976	Diplom in Zoologie
1976-1980	Lehrer an der Kantonsschule Wettingen mit einem Teilpensum in Biologie
1977-1981	Dissertation an der Universität Zürich unter der Leitung von Prof. Dr. V. Ziswiler

Während meiner Studien an der Universität Zürich besuchte
ich Vorlesungen und Kurse folgender Professoren und Dozenten:

R.Bachofen, E.Batschelet, J.Biegert, H.Burla, P.S.Chen, C.Claude,
C.D.K.Cook, P.K.Endress, R.K.Furrer, G.Haas, H.R.Hohl, E.Jungen-
Hauschteck, H.Jungen, E.Kubli, H.Kummer, S.Kubik, R.Nöthiger, H.R.
Oswald, D.Rast, O.Rohweder, W.Scheffrahn, H.Schmid, V.Schmid,
F.Schwegler, J.Schlittler, H.Stüssi, P.Tardent, H.Wanner, R.Weher-
ner, V.Ziswiler.

